Samenpflanzen

Morphologie und Systematik
der Angiospermen und Gymnospermen

Otto Rohweder
Peter K. Endress



Otto Rohweder · Peter K. Endress

Samenpflanzen

Morphologie und Systematik der Angiospermen und Gymnospermen

137 Abbildungen in 1350 Einzeldarstellungen

G T V
1983
Georg Thieme Verlag Stuttgart · New York

Prof. Dr. rer. nat. OTTO ROHWEDER
Botanischer Garten und Institut für systematische Botanik
der Universität
Zollikerstr. 107, CH-8008 Zürich

Prof. Dr. phil. PETER K. ENDRESS
Botanischer Garten und Institut für systematische Botanik
der Universität
Zollikerstr. 107, CH-8008 Zürich

Zeichnungen von MARTA SEITZ

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Rohweder, Otto:
Samenpflanzen : Morphologie u. Systematik d.
Angiospermen u. Gymnospermen / Otto Rohweder ;
Peter K. Endress. [Zeichn. von Marta Seitz]. –
Stuttgart ; New York : Thieme, 1983.
NE: Endress, Peter K.:

Printed in Germany
Satz: Druckhaus Dörr, Inhaber Adam Götz, 7140 Ludwigsburg, gesetzt auf Linotype System 5 (202)
Druck: K. Grammlich, Pliezhausen

ISBN 3-13-634101-5 5 4 3 2 1

Vorwort

Die Samenpflanzen oder Spermatophyten werden vielfach mit den farnartigen Gewächsen als „Höhere Pflanzen" zusammengefaßt. Beiden gemeinsam ist ein regelmäßiger Generationswechsel zwischen einem zu starker Reduktion tendierenden haploiden Gametophyten und einem wohlentwickelten diploiden Sporophyten. Dieser ist durch seine Gliederung in stengel- oder stammartige Sproßachsen, Blattorgane und Wurzeln sowie durch die Ausbildung zahlreicher spezialisierter Gewebe- und Zellformen, u. a. ein alle Organe durchsetzendes kompliziertes Leitgewebesystem, in besonderer Weise an das Leben auf dem Land angepaßt. Zugleich bestehen aber auch deutliche Übereinstimmungen mit den ebenfalls landbewohnenden Moosen im Fortpflanzungszyklus, in den Assimilationspigmenten, der Ausbildung echter Zellgewebe u. a. Man könnte daher mit einiger Berechtigung den „Niederen Pflanzen", denen ein Band in dieser Reihe gewidmet ist, die „Höheren Pflanzen" unter Einschluß der Moose gegenüberstellen.

Für eine gesonderte Behandlung der Samenpflanzen in einem eigenen Band spricht der Umfang dieser Pflanzenabteilung, zu der etwa die Hälfte aller bekannten Arten gehört. Darüber hinaus sind die Spermatophyten dadurch deutlich von Farnen und Moosen unterschieden, daß sie sich hinsichtlich der sexuellen Fortpflanzung vollständig vom Wasser unabhängig gemacht und im Zusammenhang damit eine Reihe besonderer Einrichtungen hervorgebracht haben. Dazu gehören u. a. die Samenanlagen (mit Integumenten versehene Megasporangien), in denen der sich entwickelnde weibliche Gametophyt eingeschlossen bleibt, ferner besondere Auffangeinrichtungen für die Pollenkörner (Mikrosporen), die den extrem reduzierten männlichen Gametophyten enthalten, sowie die Bildung von Pollenschläuchen, die jeweils zwei meist unbewegliche Spermazellen bis an den Ort ihrer Bestimmung transportieren. Charakteristisch ist weiter, daß sich die Samenanlage zum Samen fortentwickelt, in dem der aus der befruchteten Eizelle hervorgegangene neue Sporophyt zur Keimpflanze heranwächst (hierauf bezieht sich der Name „Samenpflanzen"). Hinzu kommen Merkmale der vegetativen Region, so vor allem die Verzweigung der Sprosse aus den Achseln der Blattorgane.

Die Spermatophyten selbst gliedern sich in zwei sehr ungleiche Unterabteilungen. Das Gros machen mit etwa 250 000 Arten die Decksamer oder Angiospermen aus, die bei aller Mannigfaltigkeit doch in den

Grundzügen sehr gleichartig gestaltet sind. Demgegenüber weisen die Nacktsamer oder Gymnospermen nur ungefähr 700 lebende Arten auf, die sich auf mehrere Klassen mit ziemlich stark voneinander abweichenden Bautypen verteilen, und zu denen noch eine Reihe sehr verschiedenartiger fossiler Gruppen kommt. Es besteht weithin Einigkeit darüber, daß die Angiospermen als die höher entwickelten Gewächse anzusehen sind; nach herrschendem Brauch hätten sie daher an zweiter Stelle nach dem Gymnospermen behandelt werden sollen. Aus praktischen Gründen ist in diesem Buch davon abgewichen worden. Die Decksamer ermöglichen eine zusammenfassende Darstellung ihrer Morphologie und Embryologie, worauf sich anschließend die Besprechung der zahlreichen Untereinheiten stützen kann. Zugleich vereinfacht sich dadurch die Beschreibung der Gymnospermen und ihrer untergeordneten Taxa, da nur noch auf die jeweiligen abweichenden Besonderheiten eingegangen werden muß.

Mit einem Anhang, der sich abschließend mit einigen allgemeinen Fragen der Morphologie befaßt, ergeben sich somit fünf Hauptabschnitte, die wie folgt bearbeitet wurden:

Morphologie der Angiospermen	Rohweder
Embryologie der Angiospermen	Endress
Systematik der Angiospermen	Endress
Morphologie und Systematik der Gymnospermen	Rohweder
Anhang: Bemerkungen zur Vergleichenden Morphologie der Spermatophyten-Organe	Rohweder

Für die Darstellung morphologischer und systematischer Themen ist eine reichhaltige Illustration unentbehrlich; dem ist im Rahmen des Möglichen Rechnung getragen worden. Ein sehr großer Teil der Abbildungen sind Originale, die zum erstenmal publiziert werden oder aus früheren Arbeiten der Verfasser und ihrer Schüler und Mitarbeiter stammen; die übrigen sind überwiegend vom Ort der Erstveröffentlichung übernommen worden. Die meisten Strichzeichnungen hat Frau Marta Seitz, zum guten Teil nach lebendem Material, angefertigt. Für ihre sachkundige Mitarbeit gebührt ihr unser besonderer Dank. Zu Dank verpflichtet sind wir auch Herrn Dr. Rolf Rutishauser und Herrn Walter Krähenbühl, die eine Reihe von Zeichnungen, Mikrophotographien und Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen beigetragen und wesentlich bei der Herstellung der Druckvorlagen mitgewirkt haben. Schließlich möchten wir der Georges-und-Antoine-Claraz-Schenkung unseren Dank abstatten für einen wesentlichen Beitrag zur Finanzierung der Illustrationen. Zudem wurden einige der Originalabbildungen von Pflanzen gemacht, die auf von der Schenkung finanzierten Forschungsreisen gesammelt wurden.

Zürich, August 1982 Otto Rohweder, Peter K. Endress

Inhaltsverzeichnis

Morphologie der Angiospermen

Morphologie ist das Teilgebiet der Biologie, das sich mit der Gestalt der Organismen befaßt. Traditionell bezieht sich der Begriff in der Botanik vor allem auf die äußerlich sichtbare Form der Pflanzen und ihrer Organe, während der innere Bau einem besonderen Wissensgebiet, der Anatomie, zugewiesen wird. Auch dort hat man es aber mit Gestaltphänomenen zu tun, und eine klare Abgrenzung gegen die Morphologie läßt sich nicht durchführen. In den folgenden Kapiteln wird daher die Anatomie mit in die Betrachtung einbezogen. Da jedoch die Anordnung und der feinere Bau der Gewebe und Zellen in dieser Buchreihe bereits ausführlich dargestellt worden sind, soll die Anatomie nur insoweit eingehender besprochen werden, wie sie für morphologische Überlegungen und taxonomische Zwecke von Bedeutung ist.

Sehr wichtig für das Verständnis der Organgestalt ist in vielen Fällen die Entwicklungsgeschichte. Bei der Behandlung der Organe und Organsysteme werden daher nach Möglichkeit die Wachstums- und Differenzierungsvorgänge bis zur Entstehung der fertigen Gestalt den Ausgangspunkt bilden. Dadurch läßt sich zumindest teilweise eine bloße Aneinanderreihung von Begriffen und Definitionen, die zur Beschreibung der großen Formenvielfalt benötigt werden, vermeiden. Zugleich kann so gezeigt werden, daß die beträchtlichen Verschiedenheiten oftmals auf einfachen Abwandlungen von wesentlich gleichartigen Entwicklungsmustern beruhen und daß selbst in Gegensatzpaaren auftretende Begriffe, wie z. B. Fieder- und Parallelnervatur der Blätter, racemöse und cymöse (polytele und monotele) Blütenstände, apokarpe und synkarpe Gynoecien keine grundsätzlich verschiedenen und scharf voneinander getrennten Organformen bzw. Organsysteme, sondern eher Endpunkte morphologischer Reihen bezeichnen, die durch Zwischenformen miteinander verbunden sind.

Der Kormus und seine Gliederung

Der Pflanzenkörper der Angiospermen stellt einen Kormus dar, d. h. er ist aus drei verschiedenen Grundorganen aufgebaut, die in der Regel bestimmte Funktionen zu erfüllen haben: Blätter oder Phyllome, Sproßachsen oder Kaulome und Wurzeln (Abb. **1**a). In der vegetativen Phase dienen die Blätter in erster Linie der Photosynthese,

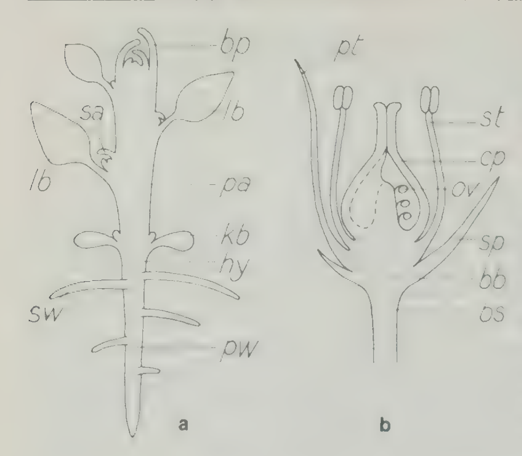


Abb. 1 **a)** Schema eines Kormus. **b)** Schema einer Angiospermenblüte. – bb = Blütenboden, bp = Blattprimordium, bs = Blütenstiel, cp = Fruchtblatt, hy = Hypokotyl, kb = Keimblatt, lb = Laubblatt, ov = Samenanlage, pa = Primärachse, pt = Kronblatt, pw = Primärwurzel, sa = Anlage einer Seitenachse, sp = Kelchblatt, st = Staubblatt, sw = Seitenwurzel.

während die Sproßachsen Träger der Blattorgane sind und den Stofftransport von den Wurzeln zu den oberirdischen Organen und umgekehrt bewerkstelligen. Blätter und Sproßachsen bilden zusammen den meist oberirdisch wachsenden Sproß; ihm stehen die Wurzeln gegenüber, welche die Pflanze im Boden verankern und Wasser sowie mineralische Nährstoffe aufnehmen. Den speziellen Aufgaben entspricht jeweils eine charakteristische Gestalt; es genügt hier zunächst die Feststellung, daß die Phyllome normalerweise flächige, vorwiegend in einer Ebene ausgedehnte Organe sind, die sich dadurch von den stiel- oder säulenförmigen Kaulomen und Wurzeln abheben.

Meist übernehmen die Organe außer den genannten eine oder mehrere weitere Funktionen, und oftmals spezialisieren sie sich auf diese, so daß die ursprüngliche Hauptfunktion in den Hintergrund tritt oder ganz aufgegeben wird. Ein solcher Funktionswechsel ist gewöhnlich mit entsprechenden Gestaltveränderungen oder Metamorphosen verbunden. Auch durch Anpassung an besondere Umweltbedingungen können solche Umformungen zustandekommen. Nach den Vorstellungen der „klassischen Morphologie", wie sie seit dem Ende des 18. Jahrhunderts entwickelt wurde, bleiben die Grundorgane trotz vielfältiger Metamorphosen, die oft auch zu einer morphologischen und anatomischen Angleichung z. B. von Blättern an Sproßachsen und umgekehrt führen, ihrem Wesen nach Phyllome, Kaulome und Wurzeln. Die Annahme einer trotz der großen Wandlungsfähigkeit bestehenden „Identität" oder Homologie gründet sich vor allem auf die Lagebeziehung, d. h. eine bestimmte, regelmäßig wiederkehrende Anordnung der verschiedenen Grundorgane im Pflanzenkörper, die sich aus ihrer Entwicklungsweise ergibt. Dieses Konzept ist nicht

unumstritten. Es hat sich jedoch bei den Bemühungen der Morphologen um eine sinnvolle Ordnung der gestaltlichen Erscheinungen immer wieder bewährt und ist auch den folgenden Kapiteln zugrundegelegt worden. Auf die damit verbundenen Probleme wird im letzten Abschnitt des Buches eingegangen.

Am Embryo differenzieren sich frühzeitig zwei einander gegenüberliegende Pole, aus denen die primäre Sproßachse und die Primärwurzel hervorgehen (Abb. **1**a, **66**h–n). Den Übergangsbereich zwischen beiden, der sich vor allem durch einige anatomische Besonderheiten auszeichnet und der nach oben durch das Keimblatt bzw. die Keimblätter begrenzt wird, nennt man das Hypokotyl. Die Sproßachse bringt nacheinander seitlich ansetzende Blattorgane hervor und verzweigt sich durch Entwicklung von Seitenachsen in den Achseln der Blätter. Die Seitenachsen verhalten sich wie die Primärachse, die Verzweigung kann sich daher mehrmals oder viele Male wiederholen. Wurzeln bilden keine Blattorgane aus, können sich aber wie das Sproßsystem mehrfach seitlich verzweigen. Der Begriff Hauptachse oder Hauptwurzel wird hier in einem relativen Sinne jeweils auf die Abstammungsachse bzw. -wurzel angewandt, von der die Organe nächsthöherer Ordnung abzweigen; Hauptachsen und -wurzeln sind also meistens selbst Seitenorgane. Nicht immer wird die beschriebene Lagebeziehung der Organe eingehalten; häufig entspringen z. B. Wurzeln den unteren Stengelgliedern oder kriechenden Sproßachsen. Gelegentlich werden auch beblätterte Sprosse an den Wurzeln, an Blatträndern usw. gebildet; man spricht dann von Adventivwurzeln und -sprossen (Abb. **87**d, **91**a, **101**a).

Unter den Phyllomen werden nach ihrer Stellung im Sproßsystem besonders bezeichnet:

Keimblätter oder Kotyledonen: das erste oder die beiden ersten einander gegenüberstehenden Blätter an der Primärachse.

Vorblätter oder Prophylle: das erste oder die beiden ersten Blätter einer Seitenachse.

Tragblätter (Deckblätter, z. T. auch Pherophylle genannt): Blätter, aus deren Achsel Seitenachsen entspringen. Keimblätter und Vorblätter können zugleich Tragblätter von Seitenachsen sein.

In bestimmten Entwicklungsphasen gehen die Sproßachsen oder ein speziell dafür vorgesehener Teil der Achsen zur Bildung von Blüten über. Nach dem „klassischen" Modell stellt eine Blüte einen metamorphosierten Sproßabschnitt dar. Das Kaulom, der Blütenstiel oder Pedicellus, geht in die Blütenachse (den Blütenboden) oder den Torus über, der eine Reihe besonderer, zum Teil fertiler und für ihren Zweck stark umgeformter Phyllome trägt (Abb. **1**b). In einer typischen Angiospermenblüte werden vier verschiedene Phyllomgruppen unterschieden:

Der Kelch oder Kalyx (Calyx) wird von den Kelchblättern oder Sepalen gebildet und dient in erster Linie dem Schutz der übrigen Blütenorgane während ihrer Entwicklung.

Die Blütenkrone oder Corolle besteht aus Blütenkronblättern oder Petalen; sie bildet den „Schauapparat" für bestäubende Tiere. Kelch und Blütenkrone werden als Blütenhülle oder Perianth zusammengefaßt. Ist eine Gliederung in Kelch und Blütenkrone nicht gegeben, besteht das Perianth also aus gleichartigen Organen, so spricht man von einem Perigon, dessen einzelne Glieder Tepalen genannt werden.

Das Androecium setzt sich aus Staubblättern oder Stamina zusammen. Diese stellen die Pollen produzierenden „männlichen" Organe oder Mikrosporophylle dar.

Das Gynoecium wird von den Fruchtblättern oder Karpellen gebildet, den „weiblichen" Organen oder Mega(Makro)sporophyllen, welche die Samenanlagen oder Ovula enthalten. Der ebenfalls verwendete Terminus Stempel oder Pistill ist insofern etwas unklar, als damit teils ein einzelnes Karpell, teils die Gesamtheit der im Gynoecium vereinigten Karpelle bezeichnet wird.

Mit der Hervorbringung dieser Organe endet das Wachstum der Blütenachse. Da in den Achseln der Blütenphyllome grundsätzlich keine Seitentriebe angelegt werden, findet auch keine weitere Verzweigung statt.

Literatur

Candolle, A. P. de. 1827: Organographie végétale. - Paris.
Cutter, Elizabeth. 1978: Plant Anatomy. Experiment and Interpretation, 1 and 2. 2. Ed. - London.
Denffer, D. von. 1978: Morphologie. - In: Strasburger, E.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, S. 9–212. - Stuttgart, New York.
Eames, A. J. 1961: Morphology of the Angiosperms. New York.
Esau, Katherine. 1969: Pflanzenanatomie. - Stuttgart.
Goebel, K. 1928–1933: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. - Jena.
Goethe, J. W. von. 1790: Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. - Jena.
Guédès, M. 1979: Morphology of Seed-Plants. - Vaduz.
Sporne, K. R. 1974: The morphology of the Angiosperms. The structure and evolution of Flowering Plants. - London.
Troll, W. 1954–1957: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie I und II. - Jena.

Der vegetative Sproß

Literatur

Cutter, Elizabeth. 1965: Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. - Bot. Rev. 31: 7–113.

Dormer, K. J. 1972: Shoot organization in vascular plants. – London.
Fahn, A. 1974: Plant anatomy. – Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig.
Metcalfe, C. R., Chalk, L. 1950: Anatomy of the Dicotyledons. – Oxford.
Metcalfe, C. R. (ed.). 1960–1972: Anatomy of the Monocotyledons I–VI. – Oxford.
Schüepp, O. 1966: Meristeme. Wachstum und Formbildung in den Teilungsgeweben höherer Pflanzen. – Basel, Stuttgart.
Sinnott, E. W. 1960. Plant morphogenesis. – New York.
Solereder, H. 1899: Systematische Anatomie der Dikotylen. – Stuttgart.
Solereder, H., Meyer, F. J. 1928–1933: Systematische Anatomie der Monokotylen. – Berlin.
Sperlich, A. 1939: Das trophische Parenchym. B. Exkretionsgewebe. – In: Handb. Pfl. Anat. IV. I. 2. – Berlin.
Troll, W. 1937–1942: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Vegetationsorgane. – Berlin.
Wardlaw, C. W. 1968: Morphogenesis in plants. – London.

Der Vegetationskegel

An der Spitze eines wachsenden Sprosses geht die Achse in einen sich verjüngenden, mit noch unentwickelten Blattorganen besetzten Teil, den Vegetationskegel, über (Abb. **2**). Dessen äußerstes distales Ende bildet der noch ungegliederte, gewöhnlich mehr oder weniger aufgewölbte Vegetationspunkt. Er hat meistens einen Durchmesser zwischen etwa 50 und 150 μm und besteht aus embryonalen oder vollmeristematischen Zellen; diese sind ca. 6 bis 10 μm groß, annähernd würfelförmig, mit dichtem Protoplasma gefüllt und daher stark färbbar, und mit einem relativ großen Zellkern versehen (Abb. **3**d). Das vollmeristematische Gewebe an der Spitze des Vegetationskegels wird auch als Urmeristem bezeichnet, da alle Zellen des Sprosses letztlich hier ihren Ursprung haben.

Struktur des Vegetationskegels, Bildung der Blätter und Seitenachsen

Im mikroskopischen Schnitt läßt sich im Vegetationspunkt eine gewisse zytologische Differenzierung oder Zonierung erkennen (Abb. **3**d). Besonders kleine und stark färbbare Zellen, die sich lebhaft teilen, finden sich meistens an den Seitenflächen. Sie bilden das den Vegetationspunkt ringförmig umgebende Flankenmeristem oder den Initialring (anneau initial), in dem die Entwicklung der Blattanlagen oder Blattprimordien eingeleitet wird. Dazwischen kann man am Scheitelpunkt oft eine zentrale Gruppe etwas größerer, besonders großkerniger Zellen beobachten, deren Inhalt verhältnismäßig wenig färbbar ist (Abb. **3**d, f). Ihre Teilungsrate ist oft gering, doch findet eine gewisse Zellvermehrung statt, so daß hin und wieder auch Zellen in die benachbarten Zonen abgegeben werden. Dieser Zellkomplex, dem man manchmal eine besondere Bedeutung beigemessen hat, ist

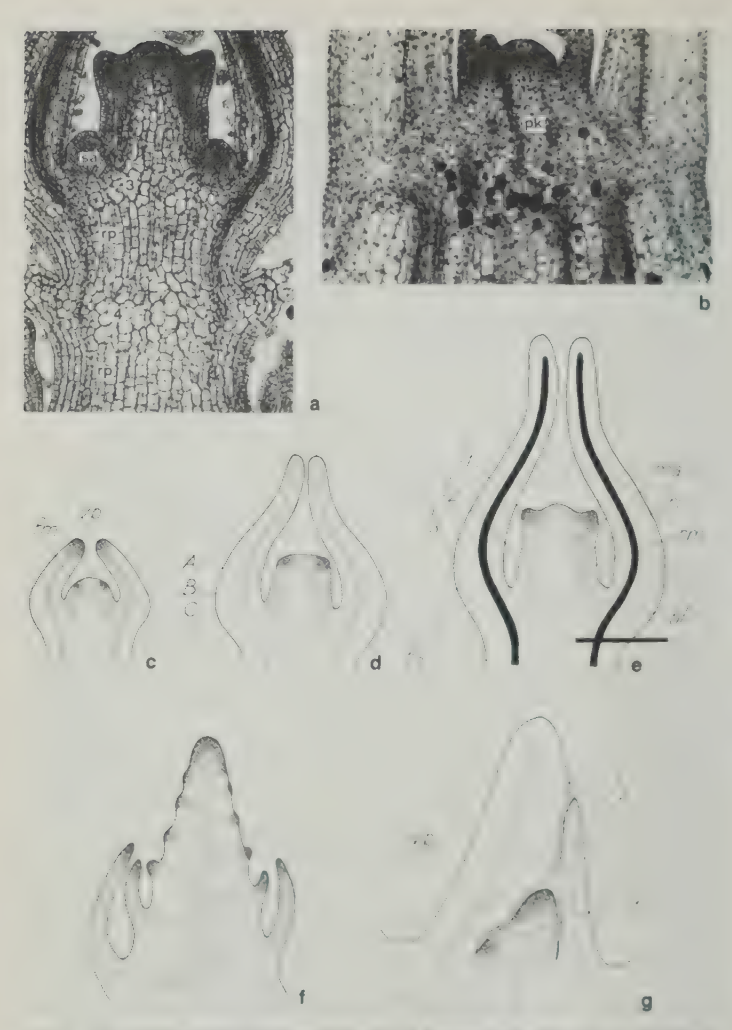


Abb 2 Längsschnitte durch Vegetationskegel **a)** *Melissa officinalis* 110 : 1 **b)** *Coleotrype natalensis* 65 : 1 **c–e)** *Melissa officinalis* Formwechsel des Vegetationspunktes im Zusammenhang mit der Blattausgliederung, A B, C: Schnittebenen der Abb 3a–c Meristematisches Gewebe punktiert, junges Leitgewebe schwarz 70 : 1 **f)** *Hippuris vulgaris* Meristematische Zonen und junges Leitgewebe punktiert 50 : 1 **g)** *Allium ursinum* Markierung wie f. 40 : 1 · bl = Blattlücke fm = Flankenmeristem l_1, l_2 usw = Laubblattanlagen (l_1 = jüngste Anlage), ma = Mark, pk = Prokambiumstrang ri = Rinde, rm = Restmeristem, rp = Rippenmeristem, sa = Anlage einer Seitenachse, vp = Vegetationspunkt, 3, 4 = Knotenzonen der Blätter l_3, l_4

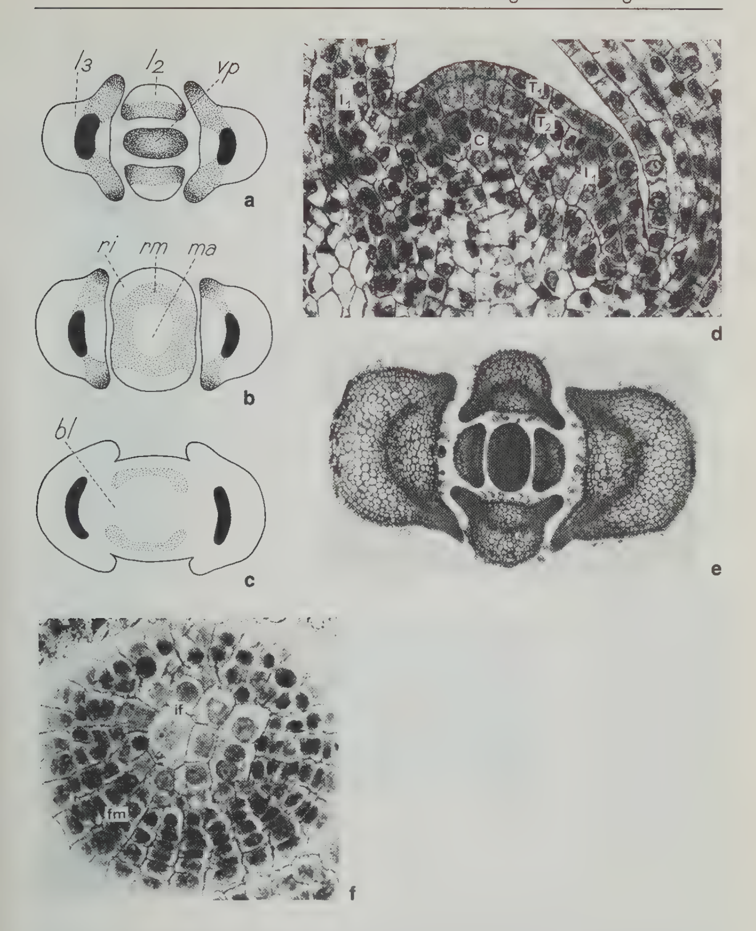


Abb. 3 **a–c)** *Melissa officinalis.* Querschnitte durch den Vegetationskegel auf verschiedenen Niveaus (vgl. Abb. 2d). Meristematisches Gewebe punktiert, junges Leitgewebe schwarz. 150 : 1. **d)** *Tradescantia fluminensis.* Längsschnitt durch den Vegetationskegel. Bei l_1 (rechts) prikline und schräge Zellteilungen in der T_2. 270 : 1. **e)** *Coleus monedula.* Querschnitt durch den Vegetationspunkt und dekussierte Blattanlagen; Plastochronstadium etwa entsprechend Abb. 2d. 140 : 1. **f)** *Coleotrype natalensis.* Querschnitt durch den Vegetationspunkt. Im Zentrum T_2, randwärts T_1 getroffen. 330 : 1. – bl = Blattlücke, C = Corpus, fm = Flankenmeristem, if = Initialfeld, l_1 usw. = Laubblattprimordien, ma = Mark, ri = Rinde, rm = Restmeristem, T_1, T_2 = erste (äußere) und zweite (innere) Tunicaschicht, vp = Vegetationspunkt.

als Initialfeld oder auch als méristème d'attente bezeichnet worden. Unter dem Initialfeld kann sich das Flankenmeristem als eine schalenförmige Zone relativ stark färbbarer und aktiver Zellen fortsetzen.

Durch die Tätigkeit des Flankenmeristems wird bereits die Stellung der Blätter an den Sproßachsen festgelegt. Aufgrund arttypischer Entwicklungsmuster, bei denen der Umfang des Vegetationspunktes, Ausdehnung der Blattanlagen, Stellung der vorhergehenden Blattorgane u. a. eine Rolle spielen, entstehen die Blattprimordien mit bestimmten Winkelabständen oder Divergenzen entweder nacheinander in einer aufsteigenden Spirale oder zwei, seltener mehrere gleichzeitig auf gleicher Höhe. Die Art der Anordnung der Blätter an der Sproßachse wird als Phyllotaxis bezeichnet.

Zwei auf gleicher Höhe stehende Blätter bilden gewöhnlich einen Winkel von ungefähr 180°, man nennt sie daher gegenständig oder opponiert (Abb. **3**e, **4**d, **105**r). Die aufeinander folgenden Blattpaare stehen fast immer dekussiert, d. h. im rechten Winkel zueinander, so daß sich jeweils das dritte Paar ungefähr über dem ersten, das vierte über dem zweiten befindet. Mehr als zwei Blätter auf gleicher Höhe heißen quirlständig, wirtelig oder verticillat (Abb. **4**f); da sie normalerweise ungefähr gleichmäßig um die Sproßachse verteilt sind, ergeben sich als Winkelabstände die entsprechenden Bruchteile des Vollwinkels 120°, 90° usw. Wie Blattpaare alternieren auch die aufeinander folgenden Blattquirle miteinander, sind also jeweils um den halben Winkel (60°, 45° usw.) versetzt.

Einzeln in einer Spirale stehende, wechselständige oder disperse Blätter können sehr verschieden angeordnet sein (Abb. **4**e, **9**e, **28**a). Ihre Winkelabstände werden meistens in Brüchen des Stengelumfanges angegeben, z. B. ½, ⅓, ⅖, ⅜, 5/13 usw. Diese Brüche bilden die Fibonacci-Reihe, in der sich jeweils das folgende Glied durch Addition der beiden vorhergehenden Zähler und Nenner ergibt. In Winkelgraden ausgedrückt, strebt die Reihe einem Grenzwert von 137° 30' 28", der Limit-Divergenz oder dem Fibonacci-Winkel zu. In der Anwendung ergeben sich allerdings einige Schwierigkeiten. Die Unterschiede zwischen den höheren Gliedern der Fibonacci-Reihe sind nämlich nur noch sehr klein und praktisch nicht mehr meßbar. Auch wenn Divergenzwinkel von ⅖ oder ⅜ angegeben werden, beruht das häufig auf dem oberflächlichen Eindruck, der dadurch entsteht, daß nur wenige Phyllome am Vegetationskegel zusammengedrängt stehen. Kann eine größere Zahl von Blättern oder Blattanlagen in die Betrachtung einbezogen werden, dann ergibt sich meistens im Durchschnitt eine dem Grenzwert genäherte Divergenz (Abb. **4**c). Charakteristische Verschiedenheiten in der Blattstellung werden daher nur durch die beiden ersten Glieder der Fibonacci-Reihe, ½ = 180°, ⅓ = 120°, und einen der Limit-Divergenz genäherten Winkel bezeichnet.

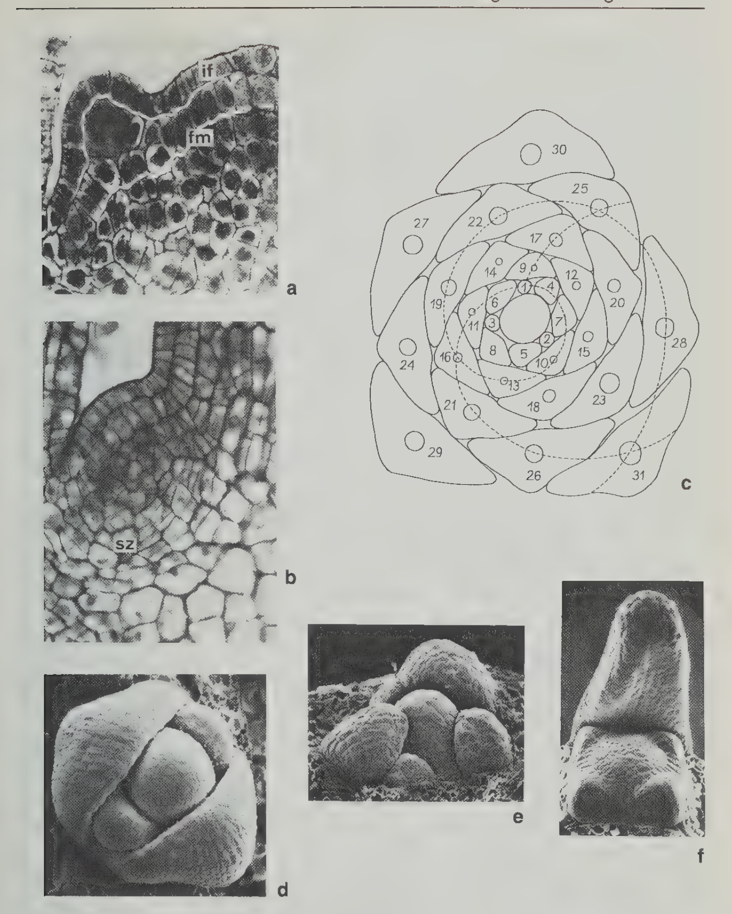


Abb. 4 **a)** *Gibasis geniculata.* Teil des Vegetationskegels im Längsschnitt. Die Tunicaschichten und ihre Abkömmlinge durch weiße Linien begrenzt. 380 : 1. **b)** *Melissa officinalis.* Anlage einer Seitenachse im Längsschnitt. 380 : 1. **c)** *Suaeda vera.* Querschnitt durch den Vegetationskegel mit Blattanlagen. Die vom Primordium 1 ausgehenden Kontaktparastichen durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. 50 : 1. **d)** *Stellaria alsine.* Vegetationspunkt und dekussierte Blattanlagen. 200 : 1. **e)** *Portulaca grandiflora.* Vegetationspunkt und spiralig stehende Blattanlagen (ca. 3/8-Divergenz). 180 : 1. **f)** *Plantago webbii.* Vegetationspunkt und Blattanlagen in alternierenden Viererquirlen (vom unteren Quirl drei Blätter entfernt). 190 : 1. – fm = Flankenmeristem, if = Initialfeld, sz = Schalenzone. (c–f nach Rutishauser).

Eine andere Möglichkeit, die regelmäßige Anordnung der Blätter quantitativ zu erfassen, bieten die Kontaktparastichen, d. h. die Spirallinien, die in der Knospenlage von den sich berührenden Blattprimordien gebildet werden. Meist gehen von jedem Primordium drei unterschiedlich steil, z. T. auch in entgegengesetzter Richtung verlaufende Parastichen aus, deren Anzahl hauptsächlich durch das Verhältnis Insertionsbreite des Primordiums : Durchmesser des Vegetationspunktes bestimmt wird. Im abgebildeten Beispiel Abb. **4**c) sind die Kontaktparastichenzahlen 8 + 5 + 3.

Im allgemeinen sind die Blattstellungsverhältnisse bei bestimmten Arten oder in größeren Verwandtschaftsgruppen konstant, ändern sich aber häufig allmählich oder sprunghaft in bestimmten Entwicklungsstadien, zum Beispiel zwischen den Keimblättern und den ersten Laubblättern, beim Übergang der vegetativen in die Blütenregion, oftmals auch zwischen der Hauptachse und den Seitenachsen usw.

Die auf dem zytologischen Zustand beruhende Zonierung des Vegetationspunktes wird überlagert von der Schichtung. Durch ausschließlich oder doch überwiegend antikline, d. h. senkrecht zur Oberfläche erfolgende Zellteilungen entstehen äußere, den Vegetationspunkt bedeckende, regelmäßige Zellschichten (Abb. **3**d). Sie bilden die Tunica, die in den meisten Fällen aus zwei, oftmals aber auch aus mehreren oder nur einer Schicht besteht. Darunter befindet sich das Corpus, in dem die Zellteilungen in verschiedenen Richtungen erfolgen und ein unregelmäßiges Zellbild hervorrufen. Die früher geäußerte naheliegende Vermutung, daß aus jeder Schicht sowie aus dem Corpus genau bestimmbare Teile des Pflanzenkörpers hervorgehen könnten, hat sich später nicht bestätigt. Eine besondere Bedeutung kommt nur der äußeren Tunicaschicht zu, da sie gewöhnlich die antikline Teilungsweise auch in späteren Entwicklungsphasen der Organe beibehält und so die Epidermis liefert, die das ganze Sproßsystem überzieht. Die äußere Tunicaschicht wird daher auch Dermatogen genannt.

Die Vorwölbung der Blattprimordien über die Oberfläche des Vegetationspunktes ist mit einer veränderten Zellteilungsweise im Flankenmeristem verbunden. Besonders deutlich macht sich das meistens in der zweiten Tunicaschicht bemerkbar, indem dort perikline, d. h. parallel zur Oberfläche erfolgende sowie auch schräge Zellteilungen auftreten (Abb. **3**d, **4**a). Dadurch verwischen sich die Grenzen gegen das Corpus, so daß später die Herkunft der Zellen im Innern des Blattes und in den Rindenteilen des Stengels normalerweise nicht mehr erkennbar ist. Es ist aber sicher, daß sich in der Regel auch Abkömmlinge der Corpus-Zellen am Aufbau des Blattes beteiligen.

Durch die Blattausgliederung wird jeweils ein Teil des Vegetationspunktes „aufgebraucht“, manchmal sogar mehr als die Hälfte, so daß

der Scheitelpunkt mit in die Blattbildung einbezogen wird (Abb. **2**c–e, g); danach regeneriert sich der verbliebene Rest und bringt das nächste Blatt hervor. Der zeitliche Abstand zwischen der Anlegung zweier Blattprimordien, das Plastochron, liefert ein relatives Zeitmaß für die sich abspielenden Entwicklungsvorgänge. Die mit der Blattbildung verbundene Änderung der Gestalt des Vegetationspunktes wird als Plastochron-Formwechsel bezeichnet. Im Extremfall geht der Vegetationspunkt vollständig in der Blattbildung auf; er bildet sich dann an der Blattbasis neu, z. B. bei Keimlingen der Monokotylen, oder der Sproß stellt sein Wachstum ein (besonders im Blütenbereich nach Ausgliederung der Blütenorgane, S. 98). Manchmal beginnt dagegen die Blattbildung in so großer Entfernung vom Scheitel des Vegetationspunktes, daß dieser keiner auffälligen Veränderung unterliegt, z. B. bei *Hippuris* (Abb. **2**f) und *Elodea*.

Nach der Ausgliederung der Blattprimordien am Vegetationskegel ist ihr Wachstum gewöhnlich vergleichsweise sehr stark, so daß sie den Vegetationspunkt übergipfeln, ehe sich das nächstjüngere Primordium vorwölbt. Da hierbei die Außenseite meist etwas stärker wächst als die Innenseite, kommt es zu einer Krümmung zur Achse hin, so daß sich das Primordium schützend über den Vegetationspunkt legt (Abb. **2**c–e, g, **7**e, **23**b). Zu einem späteren Zeitpunkt wird es durch entgegengesetzte Vorgänge abgespreizt und in eine für die Photosynthese günstige Lage gebracht.

In den Achseln der Tragblätter werden oft sehr früh, noch im vollmeristematischen Gewebe des Vegetationspunktes, Seitensprosse angelegt, und zwar durch rasch wiederholte perikline Teilungen unter den Tunicaschichten, die zur Bildung auffälliger Zellquerreihen führen (Abb. **4**b). Durch Streckung dieser Zellen und durch ihre weitere Vermehrung wölbt sich der neue Sproßvegetationspunkt vor, wobei im Gegensatz zu den Blattprimordien die antikline Teilungsweise in der Tunica beibehalten wird, so daß von Anfang an die gleiche Schichtung vorhanden ist wie am Vegetationspunkt der Hauptachse (Abb. **2**a). Entsprechend ist auch die Funktionsweise die gleiche, d. h., es werden wieder Blätter und Achselsprosse nächsthöherer Ordnung angelegt. Die Vorblätter der Seitentriebe zeichnen sich häufig durch geringere Größe und eventuell durch abweichende Gestalt (S. 52) wie auch durch ihre Stellung aus. Bei Dikotylen stehen sie gewöhnlich paarweise transversal, d. h. senkrecht zur Verzweigungsebene; bei Monokotylen findet man meist einzelne Blätter, die der Hauptachse zugewendet sind und dann als adossiert bezeichnet werden. In vielen Fällen verläuft die Entwicklung der Achselsprosse aber auch nur langsam oder sie bleibt sogar über lange Zeit gehemmt und wird erst nach Jahren wieder aktiviert. Beispielsweise bilden *Agave*-Arten unverzweigte Sproßachsen mit Blattrosetten, in deren unteren Blattachsen erst nach mehreren bis vielen Jahren, nach der einmaligen Blüte,

„Ableger" entstehen. Oftmals wird das Auswachsen der Seitensprosse auch erst nach Verletzungen oder nach der Beseitigung des Haupttriebes bewirkt. Viele Palmen und andere „Schopfbäume" bringen überhaupt keine vegetativen, sondern erst nach Erreichen eines gewissen Alters ausschließlich blühende Seitenachsen hervor (Abb. **80**e, **115**a).

Meistens sind die Seitensprosse schwächer entwickelt als die kontinuierlich fortwachsende Hauptachse eines Triebes; diese stellt ein Monopodium dar (Abb. **5**a). Dasselbe kann sich bei weiterer Verzweigung wiederholen. Nicht selten verlangsamt aber die Hauptachse früher oder später ihre Entwicklung oder stellt sie ganz ein; das Wachstum wird dann gewöhnlich von einem oder zwei, selten mehr nahe der Spitze befindlichen Seitentrieben fortgesetzt (Abb. **5**b, c). Es entsteht so ein Sympodium. Handelt es sich um nur eine Seitenachse, dann bildet sie häufig scheinbar die direkte Verlängerung der Hauptachse; sind zwei solcher Seitenachsen vorhanden, dann kann der Eindruck entstehen, als habe sich die Hauptachse in zwei Gabeläste geteilt, weswegen man manchmal auch von scheinbarer Dichotomie spricht.

Gewöhnlich geht aus einem Achselmeristem nur ein Seitensproß hervor, doch können es auch mehrere sein (Abb. **5**f, g). Diese entstehen dann meistens nacheinander und entwickeln sich ungleich stark, so daß man zwischen einem Primansproß und den ihm nachgeordneten Bei-

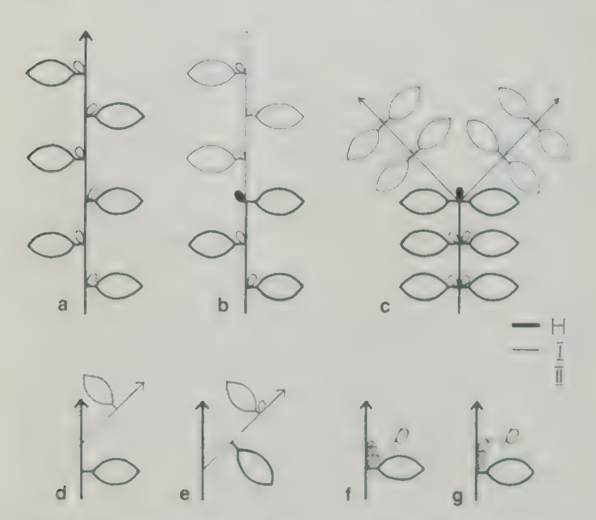


Abb. 5 Verzweigungsformen **a)** Monopodium, **b, c)** Sympodien, monochasial und dichasial **d)** Konkauleszenz **e)** Rekauleszenz **f, g)** Beisprosse über bzw. unter dem Primansproß. – H = Hauptachse, I, II = Seitenachsen 1. und 2. Ordnung, ▪ = Primansproß.

sprossen unterscheiden kann. Beisprosse können sich einzeln oder zu mehreren über oder unter, bei Monokotylen gewöhnlich neben und praktisch gleichzeitig mit dem Primansproß entwickeln.

Literatur

Adler, I. 1977: The consequences of contact pressure in phyllotaxis. J. theor. Biol. 65: 29–78.

Bartels, F. 1960: Zur Entwicklung der Keimpflanze von *Epilobium hirsutum*. IV. Der Nachweis eines Scheitelzellenwachstums. – Flora 150: 552–571.

Bergann, F. 1966: Wächst *Epilobium* mit Scheitelzellen? – Ber. dtsch. bot. Ges. 78: 405–410.

Bugnon, F. 1971: Essai pour une caractérisation des types fondamentaux de ramification chez les végétaux. – Mém. Soc. bot. Fr. 1971: 79–85.

Buvat, R. 1955: Le méristème apical de la tige. Ann. Biol. 31: 596–656.

Clowes, F. A. L. 1961: Apical meristems. – Oxford.

Davis, E. L., Rennie, Patricia, Steeves, T. A. 1979: Further analytical and experimental studies on the shoot apex of *Helianthus annuus;* variable activity in the central zone. – Canad. J. Bot. 57: 971–980.

Foster, A. S. 1939: Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. – Bot. Rev. 5: 454–470.

Gifford, E. M., Corson, G. E. 1971: The shoot apex in seed plants. – Bot. Rev. 37: 143–229.

Guttenberg, H. von 1960: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. – Handbuch der Pflanzenanatomie 8. 3. – Berlin.

Hagemann, W. 1960: Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sproßscheitels dikotyler Pflanzen. Oesterr. bot. Z. 107: 366–402.

Hanstein, J. 1868: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. – Abh. Naturw., Math. Med. Bonn.

Loiseau, J. E. 1969: La phyllotaxie. – Paris.

Lyndon, R. F. 1972: Leaf formation and growth at the shoot apical meristem. – Phys. Vég. 10: 209–222.

Philipson, W. R. 1949: The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. – Biol. Rev. 24: 21–50.

Plantefol, L. 1946/1947: Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. – Ann. Sci. nat. Bot. 11. 7: 153–229, 8: 1–71.

Popham, R. A. 1951: Principle types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. – Ohio J. Sci. 51: 249–270.

Richards, F. J. 1951: Phyllotaxis: Its quantitative expression and relationship to growth in the apex. – Philos. Trans. Ser. B. 235: 509–563.

Richards, F. J., Schwabe, W. W. 1969: Phyllotaxis: a problem of growth and form. – In: Steward, F. C.: Plant physiology, a treatise. Bd. 6: 79–116. – New York.

Rutishauser, R. 1981: Blattstellung und Sproßentwicklung bei Blütenpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Nelkengewächse (Caryophyllaceen s. l.). – Diss. Bot. 61.

Schmidt, A. 1924: Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Archiv 8: 345–404.

Schüepp, O. 1959: Konstruktionen zur Theorie der Blattstellung. – Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 82. Abh. 2.

Schwabe, W. W. 1971: Chemical modification of phyllotaxis and its implications. Symp. Soc. Exp. Biol. 25: 301–322.

Steffensen, D. M. 1968: A reconstruction of cell development in the shoot apex of maize. – Amer. J. Bot. 55: 354–369.

Stewart, R. N., Dermen, H. 1979: Ontogeny in Monocotyledons as revealed by studies of the developmental anatomy of periclinal chloroplast chimeras. – Amer. J. Bot. 66: 47–58.

Thomas, R. L. 1975: Orthostichy, parastichy and plastochrone ratio in a central theory of phyllotaxis. – Ann. Bot. 39: 455–489.

Thornley, J. H. M. 1975: Phyllotaxis. – Ann. Bot. 39: 491–524.

Tomlinson, P. B. 1973: The Monocotyledons, their evolution and comparative biology. VIII. Branching in Monocotyledons. – Quart. Rev. Biol. 48: 458–466.
Wardlaw, C. W. 1965: The organization of the shoot apex. The morphogenetic rôle of apical meristems: fundamental aspects. – In: Ruhland, W.: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. 15 (1): 966–1076. – Berlin, Heidelberg, New York.
Williams, R. F. 1975: The shoot apex and leaf growth. A study in quantitative biology. – Cambridge.

Erste Gewebedifferenzierung, primäres Dickenwachstum

Dikotylen

Mit der Blattausgliederung setzt auch die Gewebedifferenzierung ein, die bei den meisten Dikotylen in etwas verallgemeinerter Darstellung etwa wie folgt abläuft. Im Zentrum der Achse entsteht eine Zone halbmeristematischen Gewebes, die kontinuierlich mit dem wachsenden Vegetationspunkt von unten nach oben vorrückt (Abb. **2**a, c–e). Sie zeichnet sich durch vergrößerte Zellen aus, die sich noch weiterhin lebhaft teilen können, in denen aber große Vakuolen und zuletzt ein großer Zellsaftraum entstehen, so daß das Protoplasma nur noch einen dünnen Wandbelag bildet. Das gleiche geschieht zu einem frühen Zeitpunkt an der Außen- oder Unterseite der Blätter; dazwischen bleibt kurzfristig das vollmeristematische Gewebe als Restmeristem erhalten (Abb. **2**c–e, **3**a–c, e). Wenig später setzt die Vakuolisierung aber auch auf der Innen- oder Oberseite des Blattes ein und dehnt sich bis zum Zentrum der Achse aus, indem der Restmeristemzylinder durchbrochen und in diesem eine Parenchymlücke erzeugt wird. Damit ist der spätere anatomische Bau der Sproßachse in einigen wesentlichen Zügen vorgezeichnet: Die innere vakuolisierte Zone liefert das Mark, aus der äußeren geht die Rinde hervor; im Restmeristem entwickelt sich das Leitgewebesystem oder wenigstens dessen zuerst angelegte Teile, die im Querschnitt eine ringförmige Anordnung aufweisen (Eustele, Abb. **6**b, c).

Die Leitgewebebildung beginnt damit, daß sich ein Teil der Restmeristemzellen wiederholt nur noch in der Längsrichtung teilt und dem Wachstum in der Umgebung ausschließlich durch starke Streckung folgt. Es entstehen so längliche, schmale, zunächst noch vollmeristematische Zellen mit entsprechend verformten Kernen (Abb. **6**a); sie bilden das Prokambium. Geht die Entwicklung von Ketten einzelner, übereinander stehender Zellen des Restmeristems aus, so entstehen eng begrenzte Prokambiumstränge mit oftmals ausgesprochen etagenförmiger Anordnung der Zellen. Die zwischen ihnen befindlichen Teile des Restmeristems gleichen sich währenddessen dem benachbarten vakuolisierten Gewebe mehr oder weniger stark an, wenn auch die Zellen oftmals kleiner bleiben. Es können aber auch Prokambium-

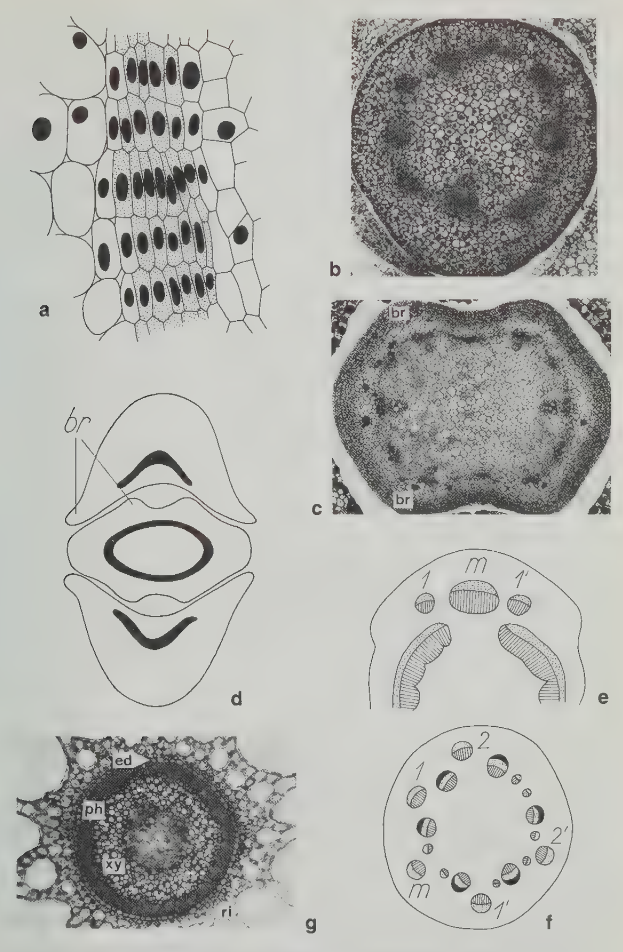


Abb. 6 **a)** *Nigella damascena.* Prokambiumstrang im Längsschnitt. 280 : 1. **b–c)** Querschnitte durch junge Sproßachsen mit Prokambiumsträngen und jungen Leitbündeln. b. *Ranunculus repens.* 55 : 1. c. *Pilea cadieri.* 110 : 1. **d)** *Phygelius capensis.* Querschnitt durch den Vegetationskegel und ein Blattpaar. Leitgewebe schwarz. 30 : 1. **e)** *Melissa officinalis.* Querschnitt durch die Ansatzstelle eines entwickelten Blattes an die Sproßachse. Phloem punktiert, Xylem schraffiert. 25 : 1. **f)** *Rumex scutatus.* Ansatz eines stengelumfassenden Blattes mit 5 Spursträngen. Markierung wie in e, Faserkappen schwarz. 20 : 1. **g)** *Hippuris vulgaris.* Querschnitt durch den Leitzylinder der Sproßachse. 30 : 1. – br = Blattrand, ed = Endodermis, ph = Phloem, ri = Rinde mit großen Lufträumen, xy = Xylem, m, 1, 1' usw. = Spurstränge.

stränge aus mehreren nebeneinanderliegenden Zellketten hervorgehen und dann schmälere oder breitere Bänder bilden und sich eventuell zu einem praktisch kontinuierlichen Ring zusammenfügen (Abb. **6**d).

Die Gestaltung des Achsenleitgewebes steht demnach in enger Beziehung zur Blattentwicklung, so daß man die Prokambiumstränge und die später daraus hervorgehenden Leitgewebekomplexe als Blattspurstränge, d. h. als untere Teile gemeinsamer Blatt-Achsen-Leitbündel auffassen kann (Abb. **2**a, e). Ihr Verlauf in der Sproßachse läßt sich daher am besten veständlich machen, wenn man ihn von der Blattbasis aus nach unten verfolgt. Ein Blattspurstrang trifft bei seinem Abwärtsverlauf auf den entsprechenden Spurstrang eines älteren Blattes und auf die zugehörige Parenchymlücke im Restmeristem. An dieser Stelle weicht er seitlich aus, oder meistens gabelt er sich in zwei Äste auf, die sich neben dem älteren Spurstrang fortsetzen, bis irgendwo der Anschluß von der Seite her an diesen oder auch an einen anderen Spurstrang stattfindet. Es entsteht daher jeweils über einem aus der Blattbasis in die Achse eintretenden Spurstrang ein leitgewebefreier Bereich, die Blattlücke (Abb. **2**e, **3**c).

Verschiedenheiten im Leitgewebesystem ergeben sich u. a. aus der Zahl und Breite der Blattspurstränge, der Anordnung der Blätter am Stengel und der Größe ihrer Ansatzfläche. Sehr häufig gehören zu jedem Blatt drei Spurstränge, die in eine gemeinsame Blattlücke (Abb. **6**e) oder jeder einzeln in eine gesonderte Lücke eintreten können; nicht selten sind aber auch weniger oder, besonders bei stengelumfassenden Blättern, mehr Spurstränge vorhanden (Abb. **6**f). Nach der Zahl der Blattlücken unterscheidet man uni-, di-, tri- und multilakunäre Knoten (S. 21). Hervorzuheben ist, daß Leitgewebe auch aus bereits vakuolisiertem Gewebe entstehen kann. Vielfach trifft das schon für die unteren Enden der Spurstränge zu (Abb. **2**b); es können aber auch später noch zusätzliche Leitbündel ausdifferenziert werden, deren Verlauf dann nicht durch das Restmeristem bestimmt wird. Dadurch kann das ursprünglich einfache Bild manchmal erheblich kompliziert werden, so z. B. durch rindenständige Leitbündel mancher Cactaceen (Abb. **7**e).

In Ausnahmefällen – zu ihnen gehört der häufig abgebildete Vegetationspunkt von *Hippuris* – ist das Wachstum der Blattprimordien anfangs deutlich geringer und bleibt hinter dem des Sproßscheitels zurück. Unter dieser Voraussetzung bildet sich statt des beschriebenen hohlzylinderförmigen Restmeristems ein einfacher zentraler Strang (Abb. **2**f). Es kann daraus geschlossen werden, daß die Lage des Restmeristems durch die Zone stärkster meristematischer Aktivität bestimmt wird, die hier nicht im Flankenmeristem bzw. in den jungen Blattanlagen, sondern im Zentrum des Vegetationspunktes liegt. Die

relativ spät erfolgende histologische Differenzierung der Blattprimordien wirkt sich nicht mehr auf das Restmeristem aus, so daß sich keine Parenchymlücken bilden. Dementsprechend besteht auch das fertige Leitgewebe aus einem dominierenden stammeigenen Zentralstrang oder Zentralzylinder, an den die Blattspurstränge ohne Blattlücken anschließen (Abb. **6**g).

Während der ersten Differenzierungsvorgänge nimmt der Durchmesser des Vegetationskegels meist in unauffälliger Weise durch Zellteilungen in verschiedenen Richtungen zu, und bei manchen krautigen Pflanzen wird damit die endgültige Dicke des Stengels bereits festgelegt, da sie nur noch durch Vergrößerung der Zellen auf das arttypische Maß zunimmt (Abb. **2**a). Man spricht hier von primärem Dickenwachstum. Je nachdem, ob das Dickenwachstum innerhalb oder außerhalb des Restmeristems bzw. des entstehenden Leitgeweberinges stattfindet, kann man zwischen einem medullären und einen kortikalen Dickenwachstum unterscheiden (Abb. **7**a, b, e). Bei stark verdickten Sproßachsen, wie sie besonders bei Pflanzen mit grundständigen Blattrosetten (S. 23) vorkommen, kann das primäre Dickenwachstum sehr ausgeprägt sein, so daß durch fortgesetzte longitudinale Teilungen eventuell lange, quer verlaufende Zellreihen entstehen. Die Teilungen erfolgen meist in der ganzen Tiefe der Wachstumszone, und die Zellen haben etwa isodiametrische Gestalt, es ist also keine Kambiumschicht (S. 27) vorhanden, wie man aufgrund des Zellbildes vermuten könnte. Zuweilen nehmen diese Vorgänge ein solches Ausmaß an, daß ein Ringwulst entsteht und der Vegetationspunkt in eine Scheitelgrube zu liegen kommt oder selbst eine konkave Gestalt annimmt (Abb. **7**c).

Monokotylen

Die Verhältnisse bei den Monokotylen weichen meistens mehr oder weniger stark von denen der Dikotylen ab. In der Regel werden in den Blattprimordien und in der Sproßachse keine vergleichbaren Restmeristemzonen herausmodelliert. Stattdessen bildet sich häufig bereits bei der Anlegung der jüngsten Blätter ein sogenannter Meristemmantel heraus, der ein mehr oder weniger kräftiges Dickenwachstum bewirkt, indem er ähnlich einem Kambium (S. 27) unter periklinen Teilungen Zellen vorwiegend oder ausschließlich nach innen abgibt (Abb. **7**d). Besonders bei Palmen ist der Meristemmantel über längere Zeit sehr aktiv, so daß es am Vegetationskegel häufig zur Bildung tiefer Scheitelgruben kommt und Stämme mit großem Durchmesser entstehen; in anderen Fällen ist seine Tätigkeit sehr begrenzt, und es entwickeln sich dann schlanke Sproßachsen, wie z. B. bei Gramineen.

Prokambiumstränge, die auch bei den Monokotylen im Zusammenhang mit der Blattbildung entstehen, nehmen ihren Verlauf in der

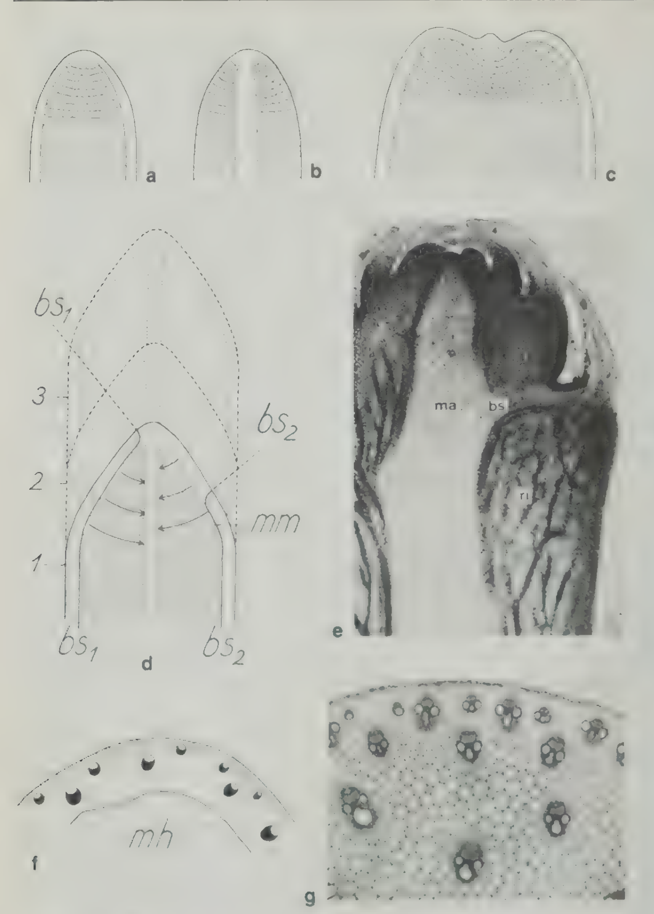


Abb. 7 **a–c)** Primäres Dickenwachstum, schematische Längsschnitte durch Vegetationskegel. Dickenwachstumszonen punktiert, hauptsächliche Wachtumsrichtung durch bogenförmige Linien angedeutet. a. Medulläres, b. kortikales Dickenwachstum. c. Medulläres Dickenwachstum, Scheitelgrube. **d)** Palmenstamm. Schematische Darstellung des primären Dickenwachstums und der Leitbündelbildung. Drei aufeinanderfolgende Phasen im Wachstum des Vegetationskegels. Derivate des Meristemmantels punktiert. **e)** *Rhipsalis houlletiana*. Frontaler Längsschnitt durch den Vegetationskegel eines Phyllokladiums. Rinde mit kortikalen Leitbündeln. 30 : 1. **f)** *Holcus lanatus*. Teil eines Querschnittes durch die Sproßachse (Halm). Chlorophyllhaltiges Parenchym und Sklerenchym punktiert, Xylem schwarz. 10 : 1. **g)** *Zea mays*. Teil eines Querschnittes durch die Sproßachse. 22 : 1. – bs = Blattspurstränge, ma = Mark, mh = Markhöhle, mm = Meristemmantel, ri = Rinde. (f nach Metcalfe)

Sproßachse jeweils an der Innenseite des kegelförmigen Meristemmantels, solange dieser in Funktion ist. Die Folge davon ist, daß früh angelegte Blattspurstränge im oberen Teil nahe dem Zentrum der Sproßachse liegen und von dort aus schräg nach unten und außen streben, bis zu dem Punkt, an dem der Meristemmantel seine Tätigkeit eingestellt hat (Abb. **7**d). Später entstehende Leitbündel, die bei den gewöhnlich stengelumfassenden Blättern der Monokotylen meist zahlreich sind, dringen weniger weit zum Zentrum vor, da der Meristemmantel inzwischen durch seine Tätigkeit weiter nach außen gerückt ist; der Bogen, den diese Bündel beschreiben, wird daher flacher, doch kehren sie grundsätzlich in gleicher Weise bei ihrem Abwärtsverlauf zur Peripherie zurück. Selbstverständlich setzen sich dabei nicht alle Spurstränge bis zur Stengelbasis fort, sondern vereinigen sich in unregelmäßiger Weise, wo sich die Gelegenheit hierzu ergibt. Da diese Vorgänge bei den Palmen besonders ausgeprägt sind, spricht man auch von einem Palmentyp des Leitbündelverlaufs.

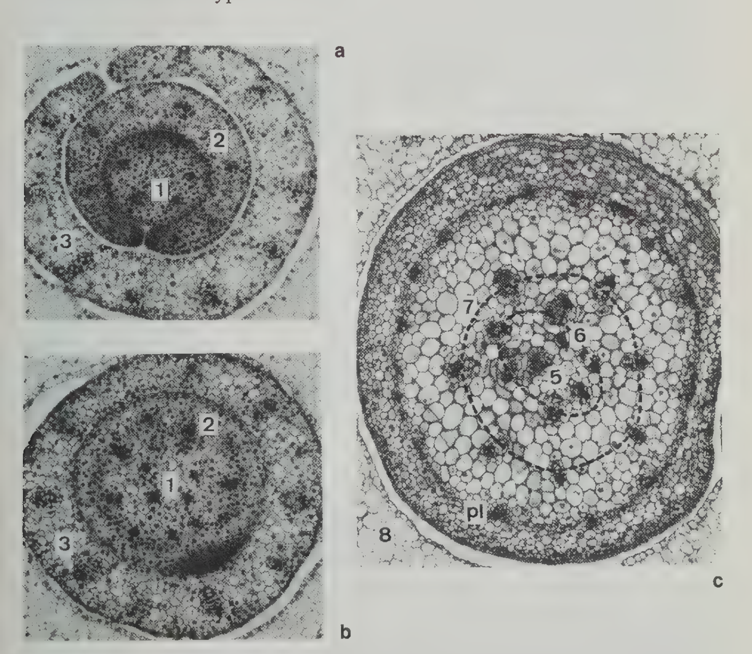


Abb. 8 *Coleotrype natalensis.* Querschnitt durch den Vegetationskegel mit Blattprimordien 1, 2 usw. **a)** Spurstränge des jüngsten Blattes (1) in der Sproßachse. **b)** Spurstränge von 1 und 2 in der Sproßachse. **c)** Älteres Internodium mit peripheren (pl) und zentralen Leitbündeln (5, 6 usw.; vgl. Abb. 9d). 75 : 1.

Das Ergebnis ist eine „zerstreute" Anordnung der Leitbündel, die im Querschnitt über die ganze Fläche verteilt sind, wobei aber meist eine deutliche Häufung im peripheren Bereich zu beobachten ist (Ataktostele, Abb. **7**g). Wenn die Aktivität des Meristemmantels gering ist, bleibt das Leitgewebe auf eine schmale ringförmige Zone beschränkt, so daß sich ein mehr Dikotylen-ähnliches Bild ergeben kann, doch bleibt in aller Regel die grundsätzlich zerstreute Anordnung der Bündel erkennbar (Abb. **7**f). Abweichungen vom Palmentyp kommen vor allem dort vor, wo die ersten Blattspurstränge vor der Herausbildung des Meristemmantels angelegt werden, so zum Beispiel bei den Commelinaceen, wo die Hauptstränge der Blätter im Zentrum der Sproßachse verlaufen und nicht mehr zur Peripherie zurückkehren (Abb. **2**b, **8**c, **9**d).

Literatur

Eckardt, T. 1941: Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monocotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdikkung. Bot. Archiv 42: 289–334.

Esau, Katherine 1943: Origin and development of primary vascular tissue in seed plants. – Bot. Rev. 9: 125–206.

Helm, J. 1931: Untersuchungen über die Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme von Dicotylen unter besonderer Berücksichtigung des Prokambiums. – Planta 15: 105–191.

Kaplan, R. 1938: Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. – Planta 27: 224–268.

Louis, J. 1935: L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des dicotylées et des gymnospermes. – Cellule 44: 87–172.

Philipson, W. R. 1963: Vascular patterns in Dicotyledons. – Bot. Rev. 29: 382–404.

Rohweder, O. 1963: Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 82: 1–99.

Steeves, T. A., Sussex, I. M. 1972: Patterns in plant development. – Englewood Cliffs.

Troll, W., Rauh, W. 1950: Das Erstarkungswachstum krautiger Dikotylen mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. – Sitzber. Heidelb. Akad. m.-n. Kc. 1.

Die Sproßachse

Längenwachstum, Knoten und Internodien

Während der Vorwölbung der jüngsten Blattprimordien hat die Länge des Vegetationskegels in ähnlich unauffälliger Weise wie die Dicke durch Zellteilungen in verschiedenen Richtungen zugenommen. Dabei sind die Blattprimordien in engem Kontakt miteinander verblieben, und besonders bei stengelumfassenden Blättern ist zwischen ihnen keine freie Stengeloberfläche erkennbar (Abb. **2**b). Mit dem Übergang der Zellen in den halbmeristematischen Zustand beginnt sich aber in den meisten Fällen vom Zentrum zur Oberfläche fortschreitend eine ausschließlich transversale Teilungsweise durchzusetzen. Es

bildet sich so ein Rippenmeristem, das regelmäßige Zellängsreihen hervorbringt und durch anhaltende Tätigkeit ein kräftiges Längenwachstum bewirkt (Abb. **2**a, b, **9**a).

Die jungen Blätter werden dabei auseinandergerückt, so daß sich an der Sproßachse die Ansatzstellen der Blätter, die Knoten oder Nodien, von den dazwischenliegenden Internodien unterscheiden lassen. Besonders bei gegenständigen, wirtelständigen oder einzeln stehenden stengelumfassenden Blättern kann sich die Knotenzone auf dem ganzen Stengelquerschnitt durch andere Zellteilungsrichtungen, Unterbrechung der Zellängsreihen und unterschiedliche Zellgröße bemerkbar machen (Abb. **2**a, b, **9**a). Es zeigt sich dann, daß die Längenwachstumszonen jeweils im unteren Teil der einzelnen Sproßglieder entstehen und daß die entsprechenden basalen Blatteile in der Streckungszone liegen; was daher im entwickelten Zustand als Stengeloberfläche erscheint, ist zum großen Teil ursprünglich Blattaußen- bzw. Blattunterseite gewesen, und der Knoten entspricht daher nur dem oberen Teil der Blattansatzstelle. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei wechselständigen, seitlich weniger ausgedehnten Blättern, nur ist die Unterbrechung des Rippenmeristems oft mehr lokal auf den oberflächlichen Bereich des Stengels beschränkt.

An der fertig entwickelten Sproßachse können von den Knotenzonen besondere Gewebe hervorgebracht werden, z. B. Sklerenchymschichten, die das Mark durchsetzen, oder Diaphragmen in hohlen Stengeln von Umbelliferen, Labiaten usw. Die Beteiligung der Blattbasen an den Internodien ist später oft kaum mehr erkennbar; der Stengel erscheint dann im Querschnitt meist kreisrund. Sehr häufig treten aber die unteren Blatteile als Blattsockel, als herablaufende Blattränder, Haarleisten, erhabenen Mittelrippen oder dergleichen hervor. Im Stengel vieler Arten mit dekussierter Blattstellung entsprechen die mehr oder weniger konvexen Flächen den Blattsockeln eines Blattpaares, die vier vorspringenden Kanten den Blatträndern und die mehr konkaven Flächen den Zwischenräumen zwischen den Blättern oder deren Nahtstellen (Abb. **6**c, d, **9**b). Auf ähnliche Weise kommt der dreikantige Blütenschaft vieler Cyperaceen zustande: in den oftmals ziemlich scharfen Kanten setzen sich die gefalzte Blattmitte und die beiden Ränder des nächstoberen Blattes fort (Abb. **9**c). Herablaufende Blattränder sind bei Distelarten wegen ihrer Bestachelung auffällig.

Besonders beim Übergang der vegetativen Region in den Blütenstand und in diesem selbst werden nicht selten Achseltriebe von der Streckungszone der Internodien erfaßt, so daß es zu einer nachträglichen Verlagerung der Verzweigungsstelle kommt und die Seitenachse mehr oder weniger weit von der Blattachsel entfernt zu entspringen scheint (Abb. **5**f, **9**e). Man spricht dann von Konkauleszenz. In entsprechen-

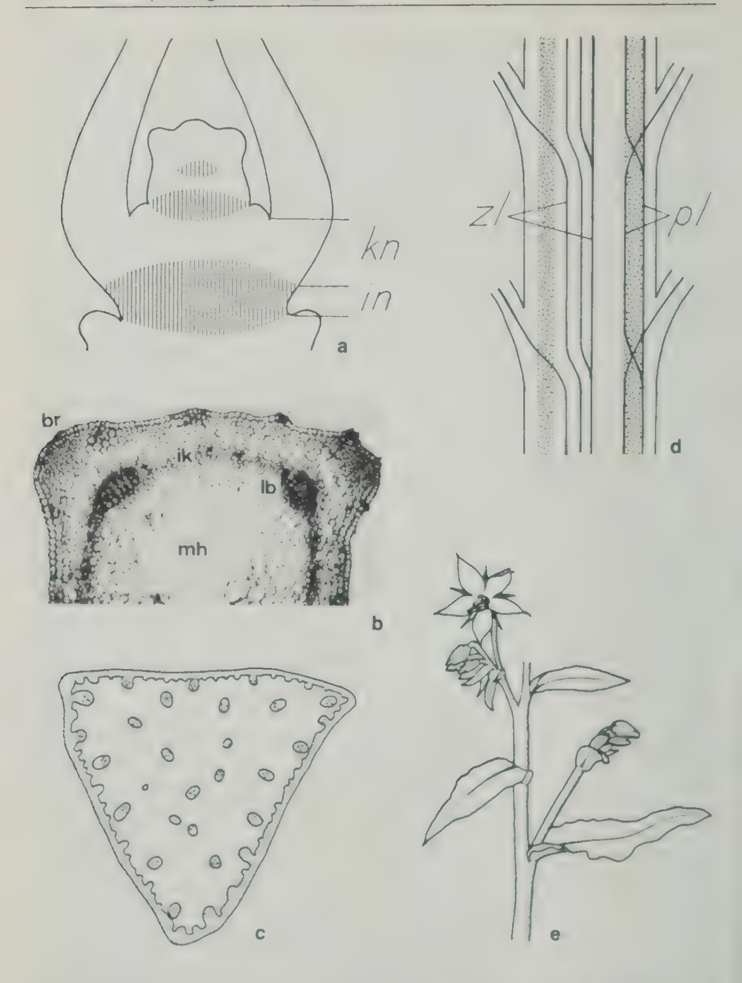


Abb. 9 **a)** Vegetationskegel einer Labiate, schematischer Längsschnitt. Differenzierung von Internodien (in) und Knoten (kn). Rippenmeristem schraffiert (vgl. Abb. 2a). **b)** *Lamium luteum*. Teil eines Querschnittes durch den Stengel mit primären Leitbündeln (lb) und interfaszikularem Kambium (ik), herablaufenden Blatträndern (br) und Markhöhle (mh). 30 : 1. **c)** *Cyperus* spec. Querschnitt durch den Stengel. 10 : 1. **d)** Schema des Leitbündelverlaufs in der Sproßachse einer Commelinacee. Links die zuerst angelegten zentralen Leitbündel (zl), rechts die später entstandenen peripheren Leitbündel (pl) dargestellt (vgl. Abb. 8). Vom Meristemmantel hervorgebrachtes Gewebe punktiert. **e)** *Borago officinalis*. Konkauleszenz: der obere Blütentrieb mit der Hauptachse teilweise vereinigt.

der Weise kann auch das Tragblatt an seinem Achseltrieb emporgeführt werden, so daß es scheinbar an der Seitenachse steht (Abb. **5**g). Diese Erscheinung wird Rekauleszenz genannt. Schließlich kommt es vor, daß das Tragblatt mitsamt seinem Achseltrieb an der Hauptachse nach oben verschoben wird. Allgemein bezeichnet man solche Verlagerungen der Organe als Metatopien.

Bei den Dikotylen durchqueren die Blattspurstränge den Rindenteil meist in der sich nicht oder nur wenig streckenden Knotenzone. Sie verlaufen daher transversal oder etwas schräg abwärts auf den Leitbündelring der Sproßachse zu, um sich alsbald in diesen einzufügen. Bei Monokotylen mit gestreckten Sproßachsen kommt es dagegen oftmals vor, daß die Spurstränge auf dem längeren Weg ins Zentrum der Sproßachse oder zurück zur Peripherie von der Internodienstrekkung erfaßt werden und dann jeweils in den Knoten stufenweise nach innen bzw. nach außen vorrücken (Abb. **2**b, **9**d).

Der Intensität und Dauer des Längenwachstums entsprechend variiert die Länge der Internodien. Oftmals unterbleibt das Längenwachstum auch vollständig oder es beschränkt sich auf die Zellvergrößerung, so daß gestauchte Achsen ohne deutliche Internodien entstehen und die ursprünglich dichtgedrängte Blattstellung erhalten bleibt. Das gilt zum Beispiel für viele krautige Pflanzen, die anfangs eine grundständige Blattrosette bilden, d. h. eine Anzahl von Blättern hervorbringen, die alle an oder nahe der Bodenoberfläche der Sproßachse entspringen und oft auch dem Boden aufliegen (Abb. **105**q). Meistens werden später beim Übergang in die reproduktive Phase gestreckte Stengel gebildet. Vor allem bei langlebigen Pflanzen entstehen Rosetten manchmal auch am Ende oberirdischer Sproßachsen, indem die älteren der fortlaufend hervorgebrachten, dichtgedrängten Blätter allmählich absterben (Abb. **80**e, **107**o, **115**a). Gewächse mit einem kräftigen, unverzweigten Stamm und an seinem Ende gehäuften Blättern werden Schopfbäume genannt (z. B. *Carica,* Palmen). Beispiele für sehr lange Internodien liefern die blattlosen Blütenschäfte mancher Monokotylengruppen; bei den Bananen schieben sie sich vom Grunde her durch den ganzen Scheinstamm (S. 47) und können bei hochwüchsigen Arten mehr als 10 m Länge erreichen.

Ausbildung der primären Gewebe

Die histologische Ausdifferenzierung der Prokambiumstränge beginnt meist frühzeitig, während das Längenwachstum noch im Gange ist. In den normalen kollateralen Leitbündeln entstehen zuerst an der zur Stengeloberfläche gewendeten Seite eine oder wenige englumige Siebröhren, an der gegenüberliegenden Seite einige Tracheiden von ebenfalls geringem Durchmesser und mit ringförmigen oder spiraligen

Verdickungen in den Seitenwänden (Abb. **10**a, b). Damit wird die Entwicklung des Phloems und des Xylems eingeleitet, die anschließend zur Mitte des Prokambiumstranges fortschreitet, wobei der Durchmesser der Leitelemente gewöhnlich zunimmt (Abb. **10**d, e). Bei den Siebröhren treten jetzt Geleitzellen auf, die bei Monocotylen und manchen Ranunculales ein regelmäßiges Muster bilden können, sonst aber meist weniger auffällig und mehr unregelmäßig angeordnet sind. Früher oder später werden statt der Tracheiden Tracheen mit durchbrochenen Querwänden ausgebildet, die sich von den zuerst entstandenen Xylemelementen auch durch die Wandverdickungen unterscheiden; die Spiralumgänge werden zunehmend durch Querverbindungen vernetzt, und schließlich kommt es zu zusammenhängenden, nur von Tüpfeln unterbrochenen Wandverstärkungen (Abb. **10**b, c).

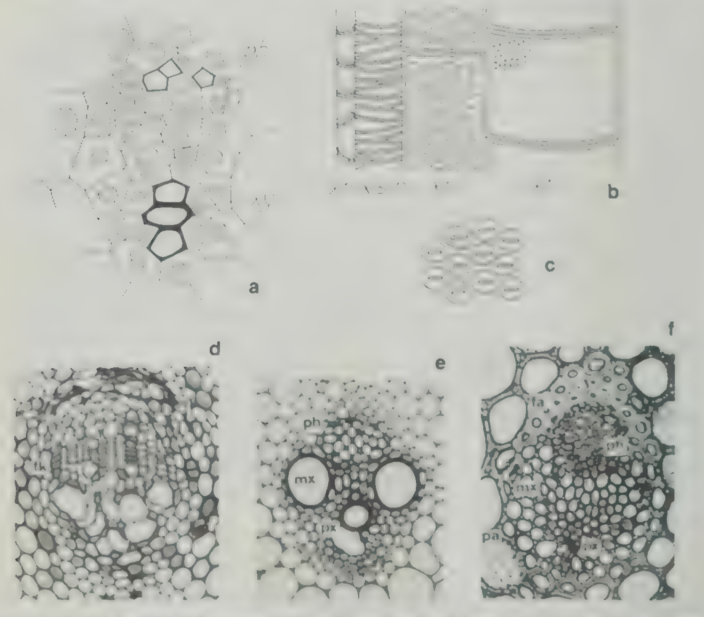


Abb. 10 **a)** *Ranunculus repens*. Junges Leitbündel mit ersten Leitelementen im Querschnitt. 500 : 1. **b)** *Cucurbita pepo*. Xylemelemente eines fertig entwickelten Leitbündels im Längsschnitt. 30 : 1. **c)** Ausschnitt aus b, Tüpfel der weitlumigen Trachee. 280 : 1. **d–f)** Querschnitte durch Leitbündel der Sproßachse. **d)** *Aristolochia sipho*. 115 : 1. **e)** *Zea mays*. 125 : 1. **f)** *Ruscus aculeatus*. 160 : 1. – fa = Fasern, fk = fasciculares Kambium, mx = Metaxylem, pa = Parenchymzellen mit auffälliger Tüpfelung, ph = Phloem, px = Protoxylem, xy = Xylem (xr, xs, xn, xt: Ring-, Spiral-, Netz-, Tüpfeltracheiden bzw. -tracheen)

Es besteht hier ein Zusammenhang mit den Wachstumsvorgängen in der Achse, da Ring- und Spiralgefäße dehnbar sind, starre Tüpfelgefäße aber erst nach Abschluß des Längenwachstums gebildet werden können. Danach wird vielfach zwischen Proto- und Metaxylem unterschieden, obwohl die Übergänge fließend und auch die Verhältnisse bei gestreckten und gestauchten Achsen nicht ganz vergleichbar sind. Ähnliches gilt auch für das Proto- und das Metaphloem. In manchen Fällen (z. B. Solanaceen, Cucurbitaceen) entwickeln sich zusätzliche Phloemkomplexe, intraxyläres Phloem, an der Innenseite des Xylems, so daß bikollaterale Leitbündel entstehen. Bei Monokotylen umfaßt häufig ein etwas bogiger bis V-förmig gestalteter Xylemteil das Phloem (Abb. **10**f), und gelegentlich kann er es auch vollständig umschließen; man spricht dann von einem konzentrischen Leitbündel.

Mit der Beendigung des Längenwachstums wird die Ausgestaltung der übrigen Gewebe möglich. Das Dermatogen bildet ein meist einschichtiges Abschlußgewebe, die Epidermis, die aus lückenlos zusammenschließenden, an der Außenseite meist mit starken Wandverdikkungen und einer wasserundurchlässigen Cuticula versehenen Zellen besteht (Abb. **11**a). Von besonderer Bedeutung für die Sproßachse sind Festigungs- oder Stützgewebe; als solche können schon die Xylemelemente wegen ihrer Wandverdickungen angesehen werden, und bis zu einem gewissen Grade gilt das auch für eine dickwandige Epidermis. Darüber hinaus entwickeln sich meistens Sklerenchymgewebe mit gleichmäßig verdickten, meist wenig und relativ klein getüpfelten Zellwänden. Vorherrschend sind Fasern, die über dem Phloem Faserkappen bilden oder das ganze Leitbündel als Faserscheide umschließen (Abb. **10**f). Vielfach werden auch in der Rinde vom Leitgewebe unabhängige Faserschichten differenziert (Abb. **11**b). Während die Sklerenchymzellen frühzeitig absterben, bleiben Kollenchymzellen am Leben. Sehr verbreitet sind Gruppen oder zusammenhängende Schichten unter der Oberfläche; die Zellwände sind hier nur teilweise verdickt, so daß an den unverdickten Wandteilen noch Wachstum möglich ist (Abb. **11**a). Die Räume zwischen Epidermis, Leit- und Festigungsgewebe werden von Parenchym ausgefüllt, einem meist aus relativ dünnwandigen, rundlichen Zellen bestehenden Gewebe mit vielen Interzellularräumen (Abb. **7**g, **11**c). Oftmals entsteht im Zentrum des Stengels, meist durch Zerreißen des Gewebes, eine große Markhöhle (Abb. **9**b). Die verschiedenartige Anordnung der Gewebe ist häufig für kleinere oder größere Taxa kennzeichnend.

Neben den fast allgemein verbreiteten Haaren (S. 50), die aus der Epidermis entstehen, kommen Emergenzen vor, die sich unter Beteiligung auch der inneren Gewebe über die Oberfläche der Sproßachse erheben. Bekannte Beispiele sind die Stacheln der Rosen, Brombeeren usw. (vgl. Sproß- und Blattdornen, S. 32, 57).

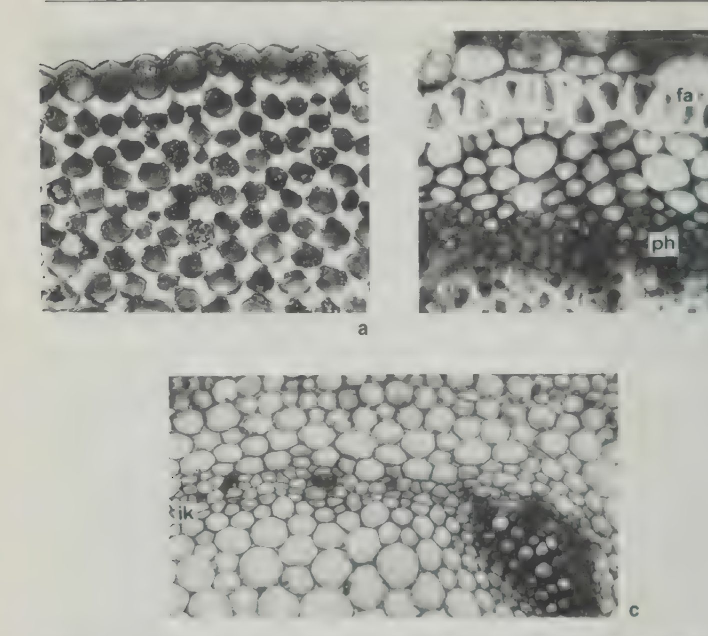


Abb. 11 **a)** *Lamium luteum*. Epidermis- und Kollenchymzellen des Stengels im Querschnitt. 400 : 1. **b)** *Paronychia canariensis*. Teil eines Querschnittes durch den Stengel, vom Phloem (ph) unabhängiger Faserring (fa) im Rindengewebe. 300 : 1. **c)** *Lamium luteum*. Ausschnitt aus Abb. 9b. Primäres Leitbündel und entstehendes interfaszikulares Kambium (ik). 95 : 1

Literatur (s. auch Der vegetative Sproß, S. 4f.).

Esau, Katherine 1954: Primary vascular differentiation in plants. - Biol. Rev. 29: 46–86. – 1969: The phloem. - Handb. Pfl. Anat. V. 2. - Berlin, Stuttgart.

Sekundäres Dickenwachstum, sekundäre Gewebe

Bei fast allen Monokotylen ist mit der Differenzierung und Reifung der direkt vom Vegetationspunkt stammenden primären Gewebe die Entwicklung der Sproßachse abgeschlossen. Entsprechend verhält sich auch eine Reihe krautiger Dikotylen, doch wird bei der großen Mehrzahl die Entwicklung noch kürzere oder längere, oftmals sehr lange Zeit fortgesetzt. Bereits während sich die verschiedenen Sproßgewebe ausbilden, ist zwischen Phloem- und Xylemteilen der Leitbündel eine Schicht von Initialzellen entstanden, die aus langgestreckten, mehr oder weniger spindelförmig zugespitzten halbmeristematischen Zellen

besteht. Diese Zellschicht stellt das faszikulare Kambium dar, das durch regelmäßige perikline Längsteilungen Zellen nach außen und innen abgibt (offenes Leitbündel, Abb. **10**d, im Gegensatz zum geschlossenen Leitbündel ohne Kambium, Abb. **10**e, f). Soweit von Anfang an ein zusammenhängender Leitzylinder vorhanden war, ist auch das Kambium ringförmig geschlossen; sind dagegen einzelne Leitbündel durch parenchymatisches Gewebe getrennt, so bildet sich in diesem bald ein interfaszikulares Kambium, das die Lücken zwischen den faszikularen Kambien schließt (Abb. **9**b, **11**c).

Durch seine Tätigkeit bewirkt der Kambiumring das sekundäre Dickenwachstum der Sproßachse. Die von ihm hervorgebrachten sekundären Gewebe zeichnen sich vor den primären durch die Anordnung der Zellen in Radialreihen aus, die allerdings häufig durch ungleiches Wachstum der einzelnen Zellen oder durch nachfolgende schräge und antikline Teilungen gestört werden (Abb. **12**a–d). Die Derivate des Kambiums bestehen vorwiegend aus Leit- und Stützelementen, die an der Außenseite als sekundäres Phloem, an der Innenseite als sekundäres Xylem oder sekundäres Holz dem primären Leitgewebe hinzugefügt werden. Daneben treten aber auch parenchymatische Zellen auf. Diese entstehen zum Teil aus speziellen, nicht oder nur wenig längsgestreckten Initialen des Kambiumringes und bilden die radial verlaufenden Markstrahlen, von denen die zuerst entstandenen die Rinde mit dem Mark verbinden. Zum andern werden von spindelförmigen Initialen abstammende Zellen unter Querteilungen zu kurzen Längsreihen von Parenchymzellen umgebildet. Sie sind besonders im Holz auffällig, wo sie einzeln oder in Gruppen als Holzparenchym in die radialen Tracheen- und Faserreihen eingefügt sind.

Intensität und Dauer der Kambiumtätigkeit sind sehr unterschiedlich. Bei krautigen Pflanzen, deren oberirdische Teile am Ende der Vegetationsperiode absterben, ist sie meist gering. Dagegen werden an den mehr- bis vieljährigen Stämmen, Ästen und Zweigen der Bäume und Sträucher beträchtliche Mengen sekundären Gewebes gebildet, so daß Durchmesser und Umfang erheblich zunehmen und vom dauerhaften Xylem ein mächtiger Holzkörper aufgebaut wird. Eine scharfe Trennung von Kräutern und Holzgewächsen ist jedoch nicht möglich, vielmehr gibt es zahlreiche Zwischenstufen, die sich nicht eindeutig zuordnen lassen.

Im einzelnen variieren Anordnung, Häufigkeit und Bau der verschiedenen Zellelemente in den sekundären Geweben sehr stark, und insbesondere die Struktur des Holzes ermöglicht vielfach die Unterscheidung und Erkennung von Gattungen und Arten. Neben der Gestaltung der Markstrahlen und der Anordnung des Holzparenchyms liefern vor allem die Tracheen mit ihrer Verteilung, Größe, Gestalt, Tüpfelung und den Durchbrechungen der schrägen oder transversalen

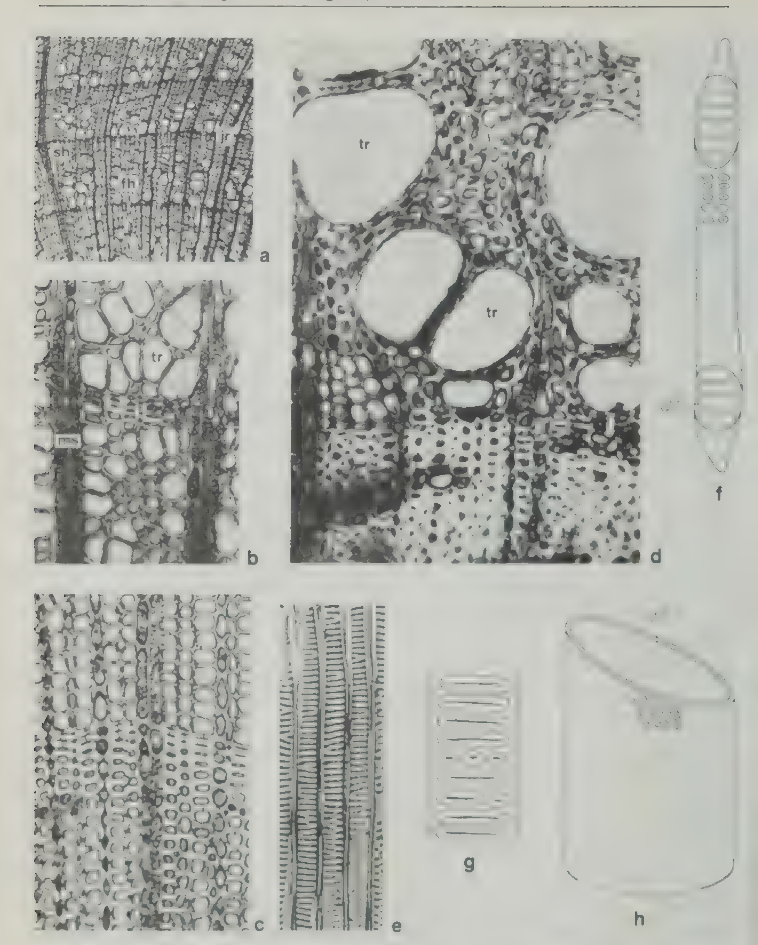


Abb 12 **a–d)** Querschnitte durch sekundäres Holz a *Tilia* spec 45 : 1 b *Liriodendron tulipifera* 135 : 1 c *Trochodendron aralioides* 135 : 1 d *Xanthoceras sorbifolia* 135 : 1 **e)** *Trochodendron aralioides* Längsschnitt durch das sekundäre Holz 180 : 1 **f–h)** Einzelne Tracheen aus dem sekundären Holz und vergrößerter Ausschnitt mit Tüpfeln 160 : 1 bzw 400 : 1 f *Liriodendron tulipifera* h *Quercus robur* db = Durchbrechung, fh = Frühholz jr = Jahresringgrenze ms = Markstrahl sh = Spätholz tr = Trachee

Querwände Unterscheidungsmerkmale (Abb. **10**b,c, **12**a, b, d, f–h). In seltenen Fällen fehlen auch Tracheen, und das nur aus Tracheiden bestehende Holz bietet dann im Querschnitt ein Bild, das dem der Gymnospermen sehr ähnlich ist (Abb. **12**c), das sich aber im Längsschnitt von diesem durch die meist leiterförmige Tüpfelung unterscheidet (Abb. **12**e). In Gebieten mit periodischem Klimawechsel erfolgt der Zuwachs jeweils in der Vegetationszeit. Im Holz führt dies bei vielen Arten zur Bildung auffälliger Jahresringe, da anfangs relativ weitlumige Xylemelemente, manchmal Tracheen mit sehr großem Durchmesser, hervorgebracht werden, die das Frühholz bilden, während später das englumige Spätholz entsteht. Die funktionelle Bedeutung liegt darin, daß jenes in stärkerem Maße der Saftleitung, dieses vornehmlich der Festigung und Stützung dient.

Nicht selten entstehen die sekundären Gewebe auf abweichende Weise durch anomales Dickenwachstum. Ein häufiger Fall ist der, daß

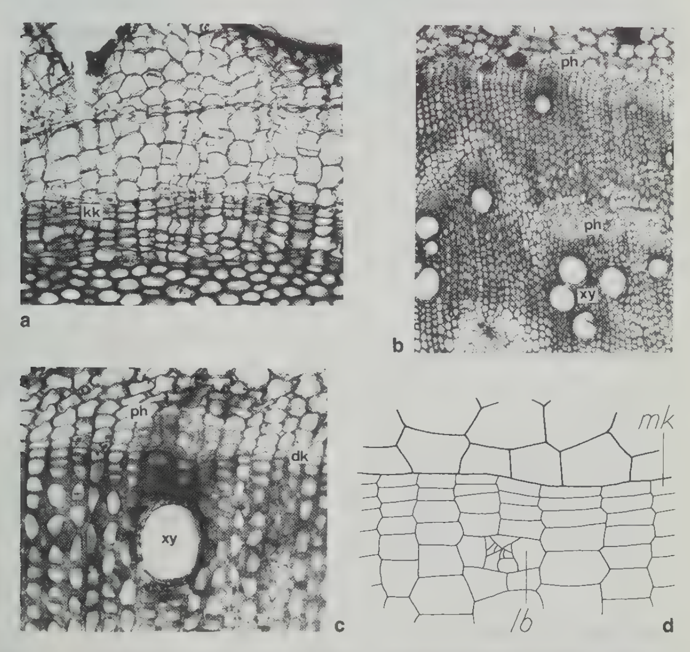


Abb. 13 **a)** *Aristolochia sipho.* Teil der Rinde im Querschnitt mit Korkkambium (kk) und Derivaten sowie zerreißendem Rindengewebe. 110 : 1. **b–d)** Teile älterer Sproßachsen im Querschnitt, anomales Dickenwachstum. b. *Mirabilis jalapa.* Sukzessive dipleurische Kambien (dk), sekundäres Phloem (ph) und Xylem (xy). 50 : 1. c. Ausschnitt aus b. 180 : 1. d. *Cyclamen* spec. Monopleurisches Kambium (mk) und entstehendes Leitbündel (lb).

das normale Kambium frühzeitig seine Tätigkeit einstellt und durch ein neues ersetzt wird, das sich außerhalb des Leitgewebezylinders bildet (Abb. **13**b, c). Dieser Vorgang, der u. a. bei einer Reihe von Centrospermen zu beobachten ist, kann sich unter Umständen mehrfach wiederholen. Eine andere Möglichkeit ist die, daß das neugebildete Kambium nur an der Innenseite Grundgewebe und darin eingebettete Leitbündel hervorbringt, wie z. B. in der *Cyclamen*-Knolle (Abb. **13**d). In ganz ähnlicher Weise erfolgt auch das bei einigen wenigen Monokotylen (*Dracaena* u. a.) vorkommende sekundäre Dickenwachstum, das wohl nichts anderes darstellt als eine fortgesetzte Tätigkeit des Meristemmantels.

Das sekundäre Dickenwachstum hat selbstverständlich auch eine Zunahme des Achsenumfanges zur Folge, der die ausdifferenzierten peripheren Gewebe, besonders die ziemlich starre Epidermis nicht lange folgen können. Sie zerreißen daher schließlich, so daß ein neues Abschlußgewebe gebildet werden muß. Dies geschieht durch ein Korkkambium oder Phellogen (Abb. **13**a), das sich subepidermal oder weiter im Innern der Rinde bildet und nach außen verkorkende Zellen abgibt. Bei fortgesetztem Dickenwachstum wiederholt sich der Vorgang weiter im Innern der Achse. Es werden daher bald auch die sekundären Phloemteile einbezogen, während die außerhalb der Korkschichten liegenden Gewebe, von der Wasser- und Nährstoffzufuhr abgeschnitten, absterben und die Borke bilden, die nach und nach abgestoßen wird. Während also der Holzkörper ständig vergrößert wird, ist das beim Phloem im Endeffekt nicht der Fall; das Kambium liegt daher immer, selbst bei alten Baumstämmen, relativ nahe unter der Oberfläche.

Literatur (s. auch Der vegetative Sproß, S. 4f.)

Braun, H. J. 1963: Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. – Stuttgart.

– 1970: Funktionelle Histologie der sekundären Sproßachse. I. Das Holz. – Handb. Pfl. Anat. IX. 1. – Berlin, Stuttgart.

Greguss, P. 1945: Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage. – Budapest.

Pfeiffer, H. 1926: Das abnorme Dickenwachstum. – Handb. Pfl. Anat. 9. – Berlin.

Philipson, W. R. et al. 1971: The vascular cambium. Its development and activity. – London.

Metamorphosen

Sehr regelmäßig tragen zumindest die jungen Sproßachsen zur Photosynthese bei. Zu diesem Zweck bilden sie vor allem in der Rinde chlorophyllhaltiges Parenchym aus. Bei Pflanzen mit extrem reduzierten Blättern, z. B. bei Cactaceen, Ginster-Arten u. a. wird deren

Aufgabe sogar vollständig von den Achsenorganen übernommen, die dann Kladodien genannt werden (Abb. **92**m, **99**g–i). In diesen kann sogar ein Palisadenparenchym (S. 50) wie in den Blättern ausgebildet werden (Abb. **14**a, b), und zuweilen nehmen die Sproßachsen ausgesprochen blattförmige Gestalt an (Abb. **14**c); man spricht dann von Phyllokladien.

Nicht immer wachsen Sproßachsen aufrecht; sie können auch dem Boden aufliegen oder als Wurzelstöcke oder Rhizome horizontal im Boden fortwachsen (Abb. **91**a). Indem sich solche Sproßachsen verzweigen und die älteren Teile absterben, tragen sie zur vegetativen

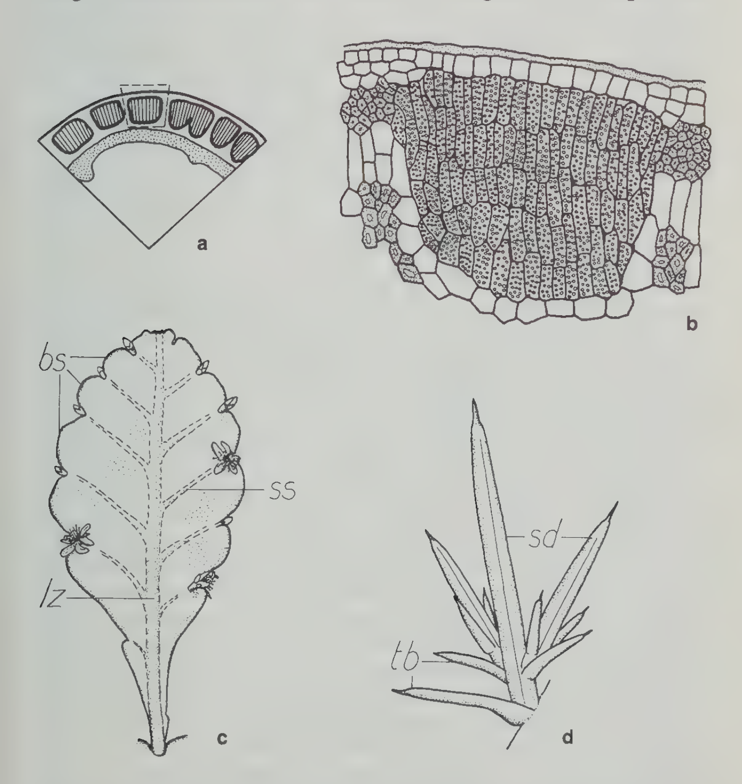


Abb. 14 **a, b)** *Spartium junceum.* Teil eines Querschnittes durch ein Kladodium und stärker vergrößerter Ausschnitt mit palisadenartigem Parenchym. 25 : 1, 210 : 1. **c)** *Rhipsalis crispata.* Phyllokladium. **d)** *Ulex europaeus.* Dichasial verzweigte Sproßdornen. – bs = Blattsockel, lz = Leitgewebezylinder, sd = Sproßdornen, ss = Spurstränge der Achseltriebe, tb = Tragblätter.

Vermehrung bei. Aufrecht wachsende Pflanzen können dagegen manchmal kriechende Seitenachsen speziell zum Zweck der Vermehrung hervorbringen; sie werden als oberirdische bzw. unterirdische Ausläufer oder Stolonen bezeichnet. Ein bekanntes Beispiel sind die Erdbeeren. Häufige Zwischenformen stellen Sproßachsen dar, die zunächst horizontal im Boden wachsen, sich dann aber aufwärts krümmen, während Achseltriebe das unterirdische Wachstum sympodial fortsetzen (z. B. zahlreiche Gramineen, Cyperaceen u. a.).

Ein Sonderfall der Vermehrung durch Verzweigung besteht darin, daß meist verkürzte, knöllchen- oder zwiebelartige Achseltriebe sich als Brutknospen von der Mutterpflanze ablösen und zu neuen Pflanzen auswachsen (z. B. *Ranunculus ficaria, Lilium bulbiferum)*. Die gleiche Funktion können die manchmal an den Blättern gebildeten Adventivsprosse haben, wie sie zum Beispiel am Blattrand von *Bryophyllum*-Arten vorkommen (Abb. **87**d). Auch anstelle der Blüten können Brutknospen auftreten, die sich oftmals in einem ziemlich weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadium von der Mutterpflanze ablösen; man spricht dann von unechter Viviparie (vgl. echte Viviparie S. 124, 142). Beispiele hierfür liefern verschiedene Gräser *(Poa alpina* u. a.), *Allium*-Arten und *Polygonum viviparum.*

Vielfach dient das Rinden- oder Markparenchym der Speicherung von Nährstoffen oder Wasser. Auch dies kann zur Haupt- oder wichtigen Nebenfunktion der Sproßachse werden und zu gestaltlichen Veränderungen, meist zu starker Verdickung der Stengel und Rhizome führen. Wird in den Achsenorganen vor allem Wasser gespeichert (z. B. Cactaceen, *Euphorbia*-Arten, Abb. **92**m, **99**g–i), so spricht man von Stammsukkulenz. Manchmal werden die Nährstoffe in begrenzten Abschnitten der Stengel oder Rhizome, in Sproßknollen deponiert (z. B. Kartoffel), die dann zugleich der vegetativen Vermehrung dienen können. Auch das Hypokotyl kann knollig verdickt sein (z. B. *Cyclamen)*.

Viele Gewächse, die als Lianen bezeichnet werden, stützen ihre oft sehr langen Sproßachsen an Stämme und Zweige von Bäumen oder Sträuchern (z. B. *Clematis-, Lonicera*-Arten, viele Tropengewächse). Verschiedentlich wird die Aufgabe der Stützung aber von besonderen, hierfür umgebildeten Sproßteilen, den Sproßranken (z. B. Vitaceen) übernommen. Sie können einfach oder verzweigt sein und reagieren meist auf taktile Reize durch Einrollungsbewegungen, manchmal aber auch mit der Ausbildung von Haftscheiben *(Parthenocissus)*.

Schließlich sind die Sproßdornen zu erwähnen. Es handelt sich meist um zugespitzte, durch Sklerenchym stark verhärtete Enden entwickelter Sproßachsen oder um verkürzte Seitenachsen. Gewöhnlich bestehen die Dornen aus mehreren Internodien, wie sich an den noch vorhandenen Blattrudimenten erkennen läßt; manchmal werden auch

normale Laubblätter ausgebildet, deren Achseln eventuell wieder dornige Seitenachsen entspringen (Abb. **14**d).

Die Blattorgane

Entwicklung und Gestalt der Blätter

Dikotylen

Eine Blattanlage, die sich über die Oberfläche des Vegetationspunktes zu erheben beginnt, ist meistens mehr oder weniger seitlich ausgedehnt und läßt eine flache oder etwas konkave, der Achse zugewandte adaxiale Oberseite und eine konvexe, stärker gewölbte abaxiale Unterseite erkennen (Abb. **3**a, e, **4**d, e, **16**a, **22**b). Die beiden Seiten werden gegeneinander abgegrenzt durch mehr oder weniger deutlich hervortretende Kanten, die Blattränder. Während das Blattprimordium in die Länge wächst, nehmen gleichzeitig Durchmesser und Umfang der Sproßachse zu, so daß sich zumindest die basalen Teile durch entsprechendes Breitenwachstum anpassen müssen (Abb. **15**a–f, Stadien 1 und 2). Eventuell können auch weitere Meristemteile im Vegetationspunkt aktiviert und in die Blattbildung einbezogen werden, so daß sich die Basis über den ursprünglich eingenommenen Sektor hinaus vergrößert, ein Vorgang, der als Meristeminkorporation bezeichnet wird (Abb. **16**b, **32**). Durch die basale Verbreiterung nimmt das Blattprimordium meist eine schmal- bis breitdreieckige Form an, und häufig kommt es dabei zu einer Gliederung in einen schmäleren oberen Teil, das Oberblatt, und das mehr oder weniger deutlich abgesetzte breitere Unterblatt.

Im Oberblatt findet gewöhnlich ein starkes Längenwachstum statt, an dem die vollmeristematische Spitze zunächst maßgeblich beteiligt ist. In der Regel werden jedoch bald, bei einer Primordienlänge von etwa 100 bis höchstens einigen 100 μm, die Zellteilungen in der Blattspitze eingestellt und ein Dauergewebe ausgebildet (Abb. **15**a–d, Stadien 3 und 4). Das weitere Längenwachstum erfolgt dann interkalar, bis die endgültige Blattlänge erreicht ist. Zugleich geht von der ebenfalls noch vollmeristematisch gebliebenen Blattrandzone die Bildung der Spreite aus (Abb. **17**b–d, f, g). Charakteristisch ist ein rasches Breitenwachstum ausschließlich mittels antikliner Zellteilungen, so daß ein meist aus etwa 5–7 regelmäßigen Zellschichten aufgebautes Plattenmeristem entsteht, das in seiner ganzen Ausdehnung längere Zeit kleinzellig und plasmareich bleibt (Abb. **16**d, e).

Die Spreite hebt sich dadurch sehr deutlich vom dickeren, bereits aus größeren, vakuolisierten Zellen bestehenden Mittelteil, der Mittelrippe, ab. In dieser finden weiterhin Zellteilungen gewöhnlich in

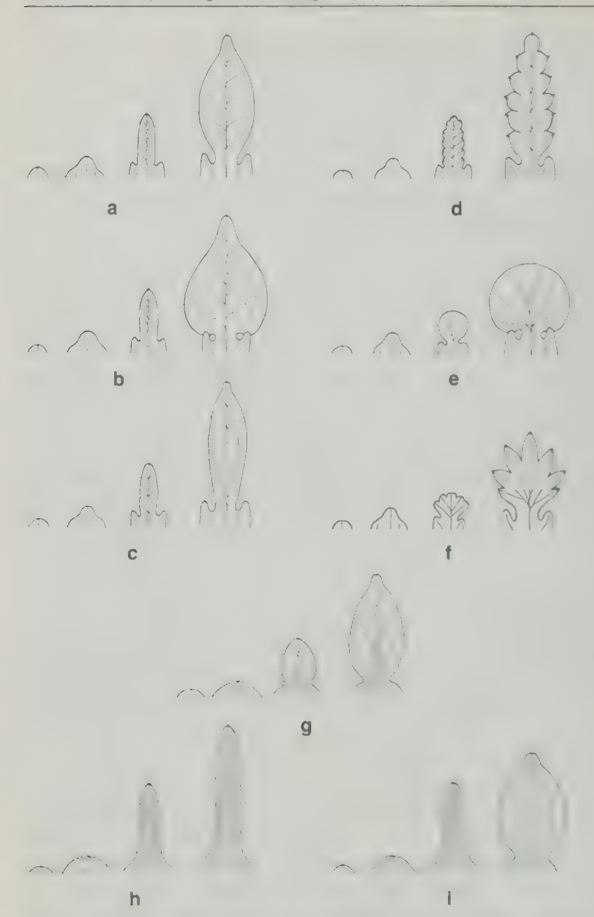


Abb. 15 Entwicklungsmuster bei Laubblättern mit deutlicher Gliederung in Ober- und Unterblatt. Für die Dikotylen (a–f) sind gut entwickelte Nebenblätter angenommen. Näheres im Text.

verschiedenen Richtungen statt, so daß ein mehr unregelmäßiges Zellbild entsteht. Auf diese Weise wölbt sich die Mittelrippe, zur Blattbasis hin zunehmend, vor allem an der Unterseite vor, während an der Oberseite häufig ein sogenanntes Ventralmeristem (Abb. **16c**) tätig wird, das durch regelmäßige perikline Teilungen die Einebnung der adaxialen Vertiefung oder eine gewisse konvexe Rundung bewirkt,



Abb. 16 **a, b)** Vegetationskegel mit jüngsten Blattanlagen. a. *Corrigiola litoralis.* Spiralig angeordnete Blätter mit Nebenblättern (nb). 160 : 1. b. *Homalocladium platycladum.* Zweizeilige Blattstellung, Bildung einer ringförmig geschlossenen Blattbasis. 210 : 1. **c)** *Coleus monedula.* Querschnitt durch die Mittelrippe an der Basis einer jungen Blattspreite mit Ventralmeristem (vm) und vorspringenden Blatträndern (br). 200 : 1. **d, e)** *Pilea cadieri.* Querschnitt durch ein junges Laubblatt in der Mitte der Spreite (vgl. Abb. 18f) und Ausschnitt mit Plattenmeristem und quer getroffenen Prokambiumstrang (pk). 70 : 1, 380 : 1. – (a, b nach Rutishauser).

jedoch wenig zur Verbreiterung beiträgt. Die Folge davon ist, daß die Ansatzstellen der Spreitenflügel meistens adaxial genähert, die Oberseite der Mittelrippe daher im Vergleich zur geförderten Unterseite stark eingeschränkt erscheint (Abb. **16**d).

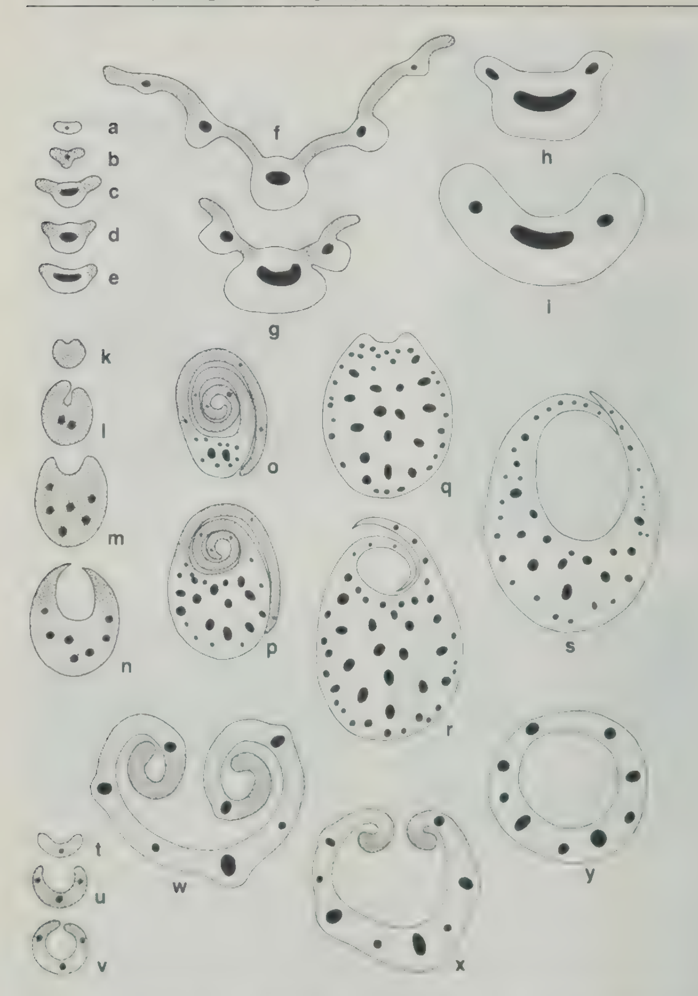


Abb. 17 Querschnittfolgen durch junge und ältere Blattanlagen. Meristematische Zonen punktiert, Leitgewebe schwarz. 45 : 1. **a–i)** *Melissa officinalis*. Beispiel eines Dikotylenblattes. a–d. Oberblatt. e. Unterblatt. f. Mitte der Spreite. g. Spreitenbasis. h. Blattstiel. i. Unterblatt. **k–s)** *Rhaphidophora aurea*. Beispiel einer Zwischenform bei den Monokotylen. k–m. Oberblatt. n. Blattscheide. o, p. Spreite im oberen und mittleren Drittel. q. Blattstiel. r. Übergang zur Blattscheide. s. Blattscheide. **t–y)** *Gibasis geniculata*. Beispiel eines Monokotylenblattes. t–v. Ungegliedertes Primordium. w. Mitte der Spreite. x. stielartiger Abschnitt. y. Blattscheide.

In den Randpartien der wachsenden Spreite kann der meristematische Charakter der Zellen besonders ausgeprägt sein. Diesem Randmeristem, das als eine vom Urmeristem des Vegetationspunktes stammende Fraktion aufgefaßt werden kann, wird vielfach eine besondere Bedeutung für die Blattentwicklung zugeschrieben. So ist die Ansicht vertreten worden, daß spezielle subepidermale Randinitialen die ganze Spreite aufbauten, indem sie fortlaufend Zellen nach hinten abgäben. Das ist jedoch nur in sehr begrenztem Maße der Fall; von einzelnen Sonderfällen abgesehen, findet die Zellvermehrung auf der ganzen Fläche statt.

Die fertige Gestalt des Blattes hängt wesentlich von der Intensität, Dauer und Verteilung des Spreitenwachstums sowie vom Verhältnis des Breiten- und Längenwachstums ab. Die weit verbreitete lanzettliche Form kommt dadurch zustande, daß das Breitenwachstum in der Blattmitte am stärksten ist und von dort aus in beiden Richtungen abnimmt (Abb. **15**a, **18**f). Durch andere Wachstumsrelationen entstehen eiförmige (im unteren Drittel am breitesten), verkehrt-eiförmige (im oberen Drittel am breitesten), linealische (sehr viel länger als breit, Ränder nahezu parallel), elliptische, auch fast kreisförmige Spreiten (Abb. **18**a–c, e). Allgemein charakteristisch ist die apikale Spitze, die in manchen Fällen stark verlängert (Träufelspitze vieler Regenwaldbewohner, Abb. **18**b), in anderen aber am fertigen Blatt sehr klein und manchmal kaum noch kenntlich sein kann. Nicht selten kommt es vor, daß durch länger anhaltendes Spreitenwachstum im basalen oder auch im apikalen Bereich eine Vorwölbung über die Ansatzstelle an der Mittelrippe hinaus erfolgt; das Ergebnis sind herzförmige (Abb. **15**b) oder verkehrt-herzförmige, eventuell auch nach rückwärts zugespitzte pfeilförmige Blattspreiten.

Nicht nur die Blattgestalt, sondern auch die Nervatur oder Aderung, d. h. die Anordnung des Leitgewebes, wird in einem beträchtlichen Maße durch die Wachstumsvorgänge beeinflußt, und zwar spielt dabei die jeweils vorherrschende Wachstumsrichtung eine wichtige Rolle. Dem oben beschriebenen Wachstumsmuster entspricht meist eine Fiedernervatur (Abb. **18**a, b, e). Entweder enthält die Mittelrippe ein von der Basis bis zur Spitze durchlaufendes großes Leitbündel, das bereits in den Frühstadien beim Hervortreten der Blattspitze angelegt wurde (Abb. **15**a–c); es werden dann während des Spreitenwachstums fiederartig angeordnete Seitennerven gebildet. Oder es treten anfangs mehrere Leitbündel in die Mittelrippe ein, von denen die seitlichen als Fiedernerven in die Spreite ausbiegen; zwischen beiden Möglichkeiten gibt es zahlreiche Übergänge. Die zuerst angelegten Hauptnerven bilden das Grundmuster, das anschließend noch weiter ausgestaltet wird. Die nur selten genau transversal, meistens mehr oder weniger schräg aufwärts verlaufenden Seitennerven biegen randwärts meist nach oben um und finden Anschluß an den nächsthöheren Seitennerv.

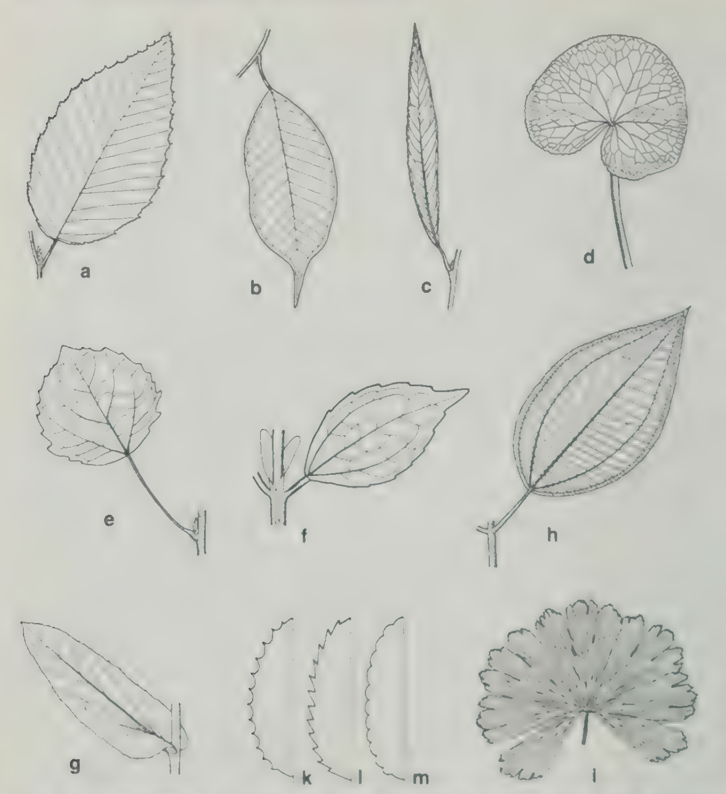


Abb. 18 **a–h)** Dikotylen-Laubblätter mit ungeteilter Spreite. a. *Carpinus betulus*. b. *Ficus benjamini*. c. *Salix alba*. d. *Caltha palustris*. e. *Populus tremula*. f. *Pilea cadieri*. g. *Arabis turrita*. h. *Tibouchina semidecandra*. **i)** Laubblatt von *Kingdonia uniflora*. **k–m)** Randserraturen: gezähnter, gesägter, gekerbter Blattrand. (i nach Foster u. Arnott).

Dabei verzweigen sie sich gewöhnlich, und die Zwischenräume werden schließlich von einem Netzwerk kleiner Leitbündel ausgefüllt. Gelegentlich können die unteren Seitennerven, im Zusammenhang mit einem relativ starken Längenwachstum im basalen Teil der Spreite, einen ziemlich spitzen Winkel mit dem Mittelnerv bilden und eventuell schließlich einen fast bogigparallelen Verlauf nehmen (Abb. **15**c, **18**f). Im Extremfall entsteht auf diese Weise eine fast monokotylenartige Nervatur, wie zum Beispiel bei vielen Melastomataceen (Abb. **18**h).

Die während des Spreitenwachstums entstehenden Leitbündel werden in der Regel in einer bestimmten mittleren Schicht des Plattenmeri-

stems angelegt, indem einzelne Zellen sich lebhaft zu teilen und zu strecken beginnen, wie das für das Prokambium in der Sproßachse beschrieben wurde (Abb. **16**e). Auch die Zellen der benachbarten Schichten werden später meistens zu Teilungen angeregt; vielfach vergrößern sie sich zugleich und verlieren ihre meristematische Beschaffenheit, so daß sich auch über den Seitennerven mehr oder weniger kräftige, vor allem an der abaxialen Seite hervortretende Rippen bilden, die der Mittelrippe weitgehend gleichen können (Abb. **16**d, **17**f, g).

Für das geschilderte Entwicklungsmuster wird oftmals der Terminus pleuroplastes Wachstum verwendet, da die Spreitenbildung hauptsächlich seitlich an der sich verlängernden Mittelrippe erfolgt. Als Sonderfall kann das basiplaste Wachstum hier eingeordnet werden, bei dem das Breitenwachstum an der Basis der Spreite besonders intensiv ist oder länger anhält als in den oberen Teilen (Abb. **15**b). Allerdings kann dieser Begriff mißverstanden werden, da er auch im Sinne eines basalen Längenwachstums verwendet wird (S. 45). Demgegenüber wird meistens von einem akroplasten Wachstum nur dann gesprochen, wenn es sich um ein relativ lange fortgesetztes Längenwachstum im Spitzenbereich handelt, wie es u. a. bei einigen Droseraceen und Lentibulariaceen mit langen, schmalen Blättern vorkommt. Da hierbei die Blattspitze längere Zeit meristematisch bleibt, wird sie, ähnlich den Farnblättern, durch Einrollung geschützt.

In manchen Fällen schließlich ist ein periplastes Wachstum zu beobachten, so z. B. bei *Caltha palustris*. Es ist dadurch gekennzeichnet, daß das Spreitenwachstum ziemlich gleichmäßig unter Einbeziehung des apikalen Bereiches in divergierenden Richtungen erfolgt und daß die Wachstumsvorgänge an der ganzen Spreite etwa gleichzeitig enden (Abb. **15**e). Eine hervortretende Blattspitze ist daher nicht vorhanden, vielmehr entstehen rundliche bis nierenförmige Blattspreiten mit mehreren etwa gleichwertigen, von der Basis her divergierenden Hauptnerven (Abb. **18**d). Hierher gehören auch die erwähnten Ausnahmen, in denen das Wachstum hauptsächlich oder allein am Blattrand stattfindet und daher eine ausgesprochen dichotome Nervatur ausgebildet wird (*Kingdonia, Circaeaster,* Abb. **18**m). Häufiger sind Übergangsformen vom periplasten zum pleuroplasten Typ, bei denen ein anfangs kräftiges Spitzenwachstum später verlangsamt, aber nicht ganz eingestellt wird (z. B. *Syringa vulgaris)*.

Oftmals wird die Spreite im Verlaufe der Entwicklung gegliedert, wobei möglicherweise das Randmeristem eine wichtige Rolle spielt. Es tritt eine Fraktionierung des Meristems ein, indem sich Hemmzonen ausbilden, in denen das Wachstum aufhört, während es in den Zwischenbereichen fortgesetzt wird (Abb. **15**d). Geschieht das in einem frühen Entwicklungsstadium, so entstehen mehr oder weniger selb-

ständige Spreitenabschnitte, die Fiedern, die sich in bezug auf die Wachstumsvorgänge und die Ausbildung der Nervatur wieder wie ein ganzes Blatt verhalten (Abb. **19**d, e). Sie beeinflussen daher auch die Bildung der Seitennerven in der Weise, daß jeweils einer in jede Fieder eintritt und für diese den Mittelnerv darstellt. Ebenso können die Fiedern durch fortgesetzte Meristemfraktionierung weiter aufgeteilt werden; auf diese Weise entstehen Fiedern zweiter und auch noch höherer Ordnung (z. B. Mimosoideen, Umbelliferen, Abb. **19**e).



Abb. 19 **a)** *Ranunculus apiifolius*. Vegetationskegel mit zwei Blattanlagen, Ausbildung der Fiedern. 100 : 1. **b–e)** Dikotylen-Laubblätter mit gelappten und gefiederten Spreiten. b *Acer platanoides*, c *Crataegus monogyna*, d *Rosa spec.*, e *Angelica silvestris*, f do. Hochblatt mit reduziertem Oberblatt. (a nach Rutishauser)

Meist liegt den geteilten Spreiten insgesamt ein pleuroplastes Wachstum zugrunde, so daß sich gefiederte Blätter im engeren Sinne entwikkeln. Bei geringem Längenwachstum im Bereich der Seitenfiedern oder auf der Grundlage eines mehr oder weniger ausgeprägten periplasten Wachstums bilden sich dagegen fingerförmige (Abb. **19**a, **70**k), bei stark betontem basiplastem Wachstum fußförmige Blätter (Abb. **70**i).
Ist das Spreitenwachstum in den Hemmzonen geteilter Blätter schon von Anfang an unterdrückt, dann sitzen die Fiedern im fertigen Blatt vollständig voneinander getrennt an einer stielartigen Mittelrippe, der Blattspindel oder Rhachis, und bilden eventuell selbst stielartige Abschnitte aus (Abb. **19**d, e). Die einzelnen Fiedern werden dann auch Blättchen genannt. Erfolgt die Gliederung etwas später, so hängen die Fiedern untereinander durch mehr oder weniger breite Spreitenteile zusammen und werden als fiederteilig oder gelappt bezeichnet (Abb. **19**c, b). Eine sehr späte Gliederung der Spreitenfläche hat die Ausbildung von Randserraturen zur Folge, die sich meist durch eine große Zahl wenig tiefer Einschnitte auszeichnen. Je nach der Form der kleinen Vorsprünge unterscheidet man gezähnte, gesägte und gekerbte Blätter (Abb. **18**i–l). Andererseits kann nach einer frühzeitigen Gliederung ein starkes Breitenwachstum auch hinter den randlichen Hemmzonen einsetzen. Das Resultat sind getarnte Fiederblätter, bei denen die Fiedern nur wenig oder gar nicht hervortreten, die seitlichen Hauptnerven aber bis zum Rand durchlaufen und nicht nach oben umbiegen (z. B. Betulaceen, Fagaceen, Abb. **18**a).

An der Basis des Oberblattes wird das Breitenwachstum gewöhnlich stark gehemmt; daraus ergibt sich eine Gliederung in die Blattspreite und den Blattstiel oder Petiolus (Abb. **15**a–f, **16**c, **17**h). Durch später einsetzendes interkalares Längenwachstum kann der Stiel beträchtlich gestreckt werden; unterbleibt dies, so entstehen kurzgestielte oder praktisch dem Unterblatt aufsitzende Spreiten. Der Blattstiel stellt gewissermaßen den unteren Teil der Mittelrippe dar und läßt sich insbesondere mit der Blattspindel eines Fiederblattes vergleichen, doch verstärken sich meistens die beschriebenen Vorgänge der Verdickung und Förderung der Unterseite noch. Trotz der Hemmung des Spreitenwachstums lassen sich in den meisten Fällen die Blattränder als schmälere oder breitere Flügel, als Kanten oder schwache Wülste bis zur Basis des Blattstieles verfolgen, wo sie sich auf dem Unterblatt fortsetzen (Abb. **16**c, **17**f–i, **20**a). Es kommt aber auch vor, daß die Spreitenbildung ganz unterdrückt wird und der Blattstiel infolge ventralen Dickenwachstums einen vollständig runden Querschnitt erhält, an dem eine Grenze zwischen Ober- und Unterseite nicht mehr zu erkennen ist (Abb. **20**d).

Andererseits kann eine eigentliche Spreitenbildung auch auf der ganzen Länge des Oberblattes unterbleiben, so daß dieses praktisch nur

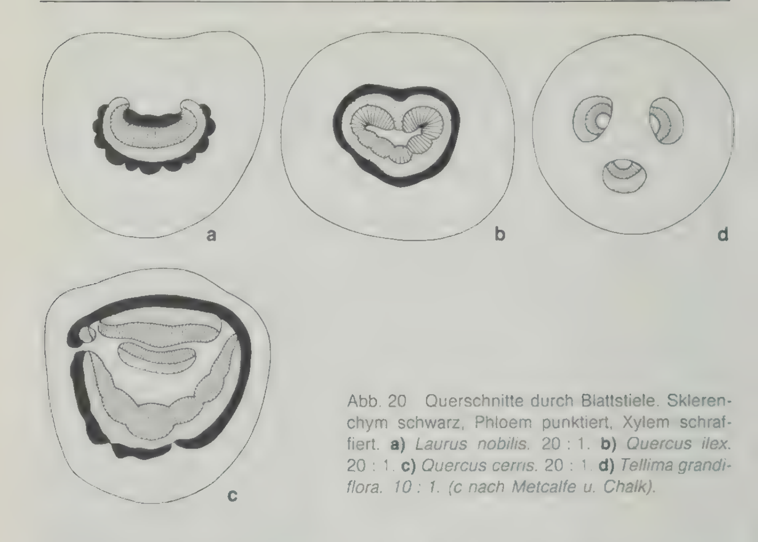


Abb. 20 Querschnitte durch Blattstiele. Sklerenchym schwarz, Phloem punktiert, Xylem schraffiert. **a)** *Laurus nobilis.* 20 : 1. **b)** *Quercus ilex.* 20 : 1. **c)** *Quercus cerris.* 20 : 1. **d)** *Tellima grandiflora.* 10 : 1. (c nach Metcalfe u. Chalk).

aus Blattstiel und Mittelrippe besteht, die sich nicht wesentlich unterscheiden. Solche Oberblätter werden öfter bereits mehr oder weniger stielrund angelegt, sind also am Anfang nicht seitlich ausgedehnt, so daß auch Ober- und Unterseite nicht abgegrenzt werden können (Abb. **21**a–c).

Nachdem sich das Unterblatt als ein vom Oberblatt verschiedener Teil differenziert hat, bleibt es oftmals ziemlich unverändert und stellt als unauffälliger, mehr oder weniger verbreiterter Blattgrund die Verbindung zwischen Blattstiel und Sproßachse her (Abb. **18**h, **19**b). Werden weder Blattstiel noch Unterblatt deutlich entwickelt, so entsteht eine sitzende Blattspreite oder, wie man sich meistens ausdrückt, ein sitzendes Blatt (Abb. **18**g). Wenn in einem solchen Fall die Basis der Blattspreite herz- oder pfeilförmig ausgebildet wird, so spricht man von einem stengelumfassenden Blatt. Häufig wird jedoch das Unterblatt weiterentwickelt; so kann sich die Ansatzstelle durch fortgesetzte Meristeminkorporation mehr oder weniger weit über den Stengelumfang ausdehnen und durch nachfolgendes Längenwachstum kann daraus eine Blattscheide werden, die sich oftmals durch späteres Breitenwachstum noch erweitert (Abb. **19**e, f). Dabei handelt es sich jedoch gewöhnlich nicht um ein Spreitenwachstum mit einem Plattenmeristem, das, wie im Oberblatt, von der Randzone der Mittelrippe ausgeht, vielmehr läßt sich die Blattscheide in gewissem Sinne als eine verbreiterte, oft randwärts allmählich verjüngte Mittelrippe auffassen, in der das Dickenwachstum aber meist deutlich geringer ist. Dement-

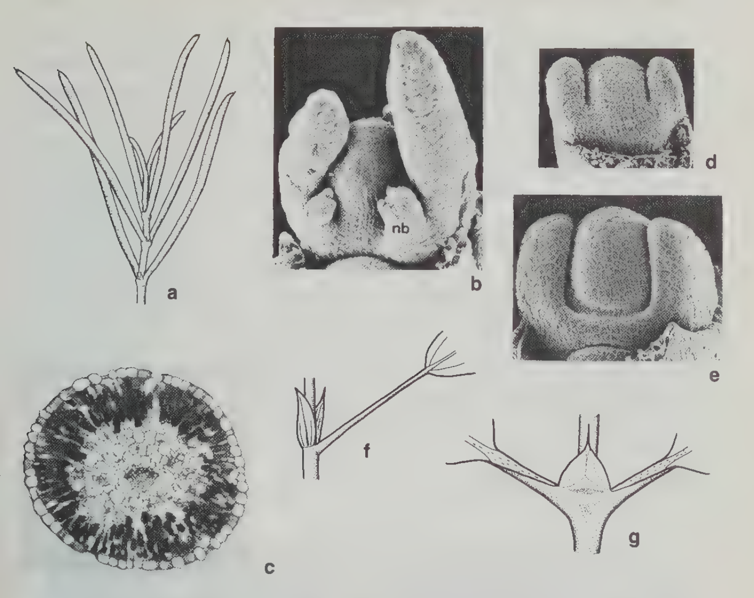


Abb. 21 **a–c)** *Dicheranthus plocamoides*. a. Triebspitze b. Vegetationskegel mit Blattanlagen; das zweite Blattpaar mit Nebenblättern (nb). 160 : 1. c. Querschnitt durch das Oberblatt. 45 : 1. **d, e)** *Silene acaulis*. Vegetationskegel mit jüngsten Blattanlagen. Erweiterung und Vereinigung der Blattbasen. 145 : 1. **f)** *Pavonia multiflora*. Blattbasis mit Nebenblättern. **g)** *Coffea arabica*. Nebenblätter zu interpetiolären Stipeln vereinigt. (a, b, d, e nach Rutishauser).

sprechend weichen die im Blattstiel zusammengedrängten Leitbündel zwar auseinander, oder es löst sich ein einzelner großer Blattstielstrang in mehrere kleinere auf, die einzelnen Stränge nehmen aber einen parallelen oder bogig-parallelen Verlauf, ohne daß es zur Abzweigung großer Seitennerven kommt.

In manchen Fällen setzt sich die Meristeminkorporation fort, bis die Endpunkte der aktiven Zone an der Gegenseite des Vegetationspunktes zusammentreffen und durch Meristemfusion ein geschlossener Meristemring entsteht; dieser bringt in der Folge je nach Dauer und Intensität des Längenwachstums einen mehr oder weniger langen röhrenförmigen Abschnitt hervor (Abb. **16**b). Auf entsprechende Weise können bei gegenständigen Blättern die beiden aufeinandertreffenden Meristemzonen eines Blattpaares fusionieren, so daß die danach entstehenden basalen Blatteile zu einer zusammengesetzten Scheide vereinigt sind (Abb. **21**d, e).

In zahlreichen Verwandtschaftsgruppen treten, oft in einem sehr frühen Stadium, Auswüchse des Unterblattes beiderseits der Blattstielzone auf (Abb. **15**a–f, **16**a, **21**b). Es entwickeln sich daraus die meist ziemlich einfachen Nebenblätter oder Stipeln (Abb. **21**a, f), die klein bleiben und oftmals schon bei der Entfaltung des Oberblattes abgeworfen werden. Dem anfangs intensiven Wachstum entsprechend werden in den Nebenblättern in der Regel eigene Leitbündel angelegt, die selbständig in die Achse eintreten oder sich mit seitlichen Bündeln des Oberblattes vereinigen. Gelegentlich werden die Nebenblätter aber auch mehr spreitenartig gestaltet; sie können dann eine beträchtliche Größe erreichen und mit einer wohlentwickelten, verzweigten Nervatur versehen sein (Abb. **19**c). Kommt es bei gegenständigen Blättern mit Nebenblättern zur Meristemfusion, so können gemeinsame, interpetioläre Stipeln entstehen, wie sie besonders für die Rubiaceen charakteristisch sind (Abb. **21**g). Bei *Galium* und verwandten Gattungen entwickeln sich interpetiolär mehrere stipelartige Auswüchse, die der Blattspreite weitgehend gleichen, so daß oftmals ein vielzähliger Quirl vorgetäuscht wird (Abb. **104**a). Blattscheiden und Nebenblätter schließen sich nicht gegenseitig aus, sie können vielmehr

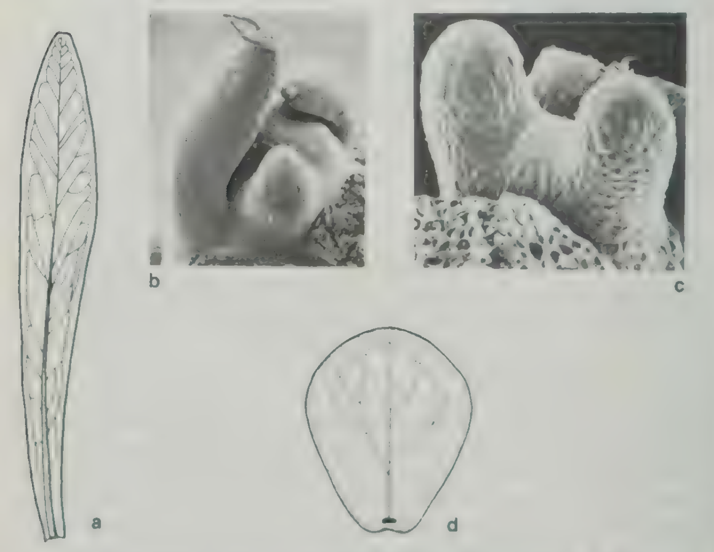


Abb. 22 Ungegliederte Dikotylen-Laubblätter. **a)** *Euphorbia atropurpurea*. **b)** *Campylanthus salsoloides*. Vegetationskegel mit spiralig stehenden Blattanlagen. 90 : 1. **c, d)** *Sedum dasyphyllum*. c Vegetationskegel mit jüngstem Paar stielrunder Blattanlagen und konkavem Vegetationspunkt. 210 : 1. d Entwickeltes Laubblatt. (b–d nach Rutishauser)

auch gleichzeitig auftreten, wie das zum Beispiel bei Rosaceen und Papilionoideen anzutreffen ist (Abb. **19**d).

Tritt während der Entwicklung der Primordien keine Abgrenzung von Ober- und Unterblatt ein, so entstehen meist ungegliederte Phyllome, die einfach mit verschmälerter Basis der Sproßachse ansitzen oder „Mittelrippen-Blättern“ ohne Nebenblätter oder Blattscheiden gleichen (Abb. **22**a, b). Gelegentlich sind solche Primordien auf ihrer ganzen Länge von Anfang an stielrund (z. B. *Sedum*-Arten, Abb. **22**c); es kann dann der Durchmesser an dem sich verlängernden Blatt mehr oder weniger gleichmäßig zunehmen, oder es führt ein gewisses Breitenwachstum zur Abflachung des Organs und zur Ausbildung fiederiger Seitennerven (Abb. **22**d). Bemerkenswert hieran ist, daß das Breitenwachstum in diesem Fall nicht von einer vorgegebenen Randzone seinen Ausgang nimmt, sondern die Differenzierung von Ober- und Unterseite und eventuell die Entstehung eines Blattrandes erst die Folge des Breitenwachstums sind.

Monokotylen

Fast allgemein wird bei den Monokotylen ein großer Sektor des Vegetationspunktes in die Bildung eines einzelnen Blattes einbezogen, so daß dieses bereits bei seiner Vorwölbung mehr oder weniger weit um die zukünftige Sproßachse herumgreift (Abb. **23**a). Die jungen Blattanlagen sind daher durchweg sehr breit dreieckig oder am oberen Ende mehr abgerundet (Abb. **15**g–i, **23**b) und erscheinen im Querschnitt halbmond- bis fast ringförmig (Abb. **17**t–v). Das Spitzenwachstum wird, wie bei pleuroplasten Dicotylenblättern, frühzeitig eingestellt, dagegen kann das interkalare Längenwachstum in einer schmalen Zone nahe der Basis noch längere Zeit fortgesetzt werden (Abb. **23**c).

Bleibt das Breitenwachstum gering und erfolgt es auf der ganzen Länge gleichmäßig, so resultieren die sehr schmalen und oft extrem langen grasartigen Blätter (Abb. **15**h, **23**d). Dieser Wachstumsmodus wird ebenfalls als basiplast bezeichnet, obwohl sich der Terminus hier, im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Sonderfall des pleuroplasten Wachstums (S. 39), allein auf das langanhaltende Längenwachstum bezieht. Durch stärkeres Breitenwachstum können dagegen auch Blattformen entstehen, wie sie bei den Dikotylen durch pleuroplastes Wachstum hervorgebracht werden (Abb. **15**i, **23**f). Charakteristisch ist aber, daß das Breitenwachstum meist zu einem relativ späten Zeitpunkt einsetzt und sich über das ganze, gleichmäßig mächtige Primordium erstreckt; erst nachträglich kommt es oft zu einer mehr oder weniger starken Verdickung im Bereich der Blattmitte (Abb. **17**w). Aus dem gleichen Grund sind die Blattstiele, sofern sich solche infolge

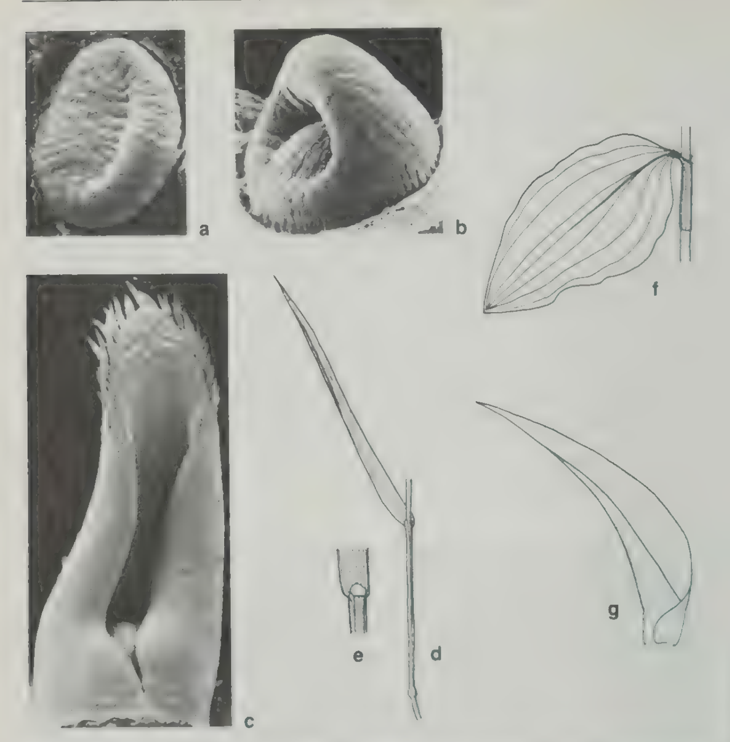


Abb. 23 Monkotylen-Laubblätter. **a–c)** *Tradescantia fluminensis*. Frühe Entwicklung. a, b 150 : 1, c 85 : 1. **d, e)** *Phleum pratense*. **f)** *Commelina benghalensis*. **g)** *Tillandsia spec.*

verringerten oder stark gehemmten Breitenwachstums ausdifferenzieren, vielfach nur wenig verdickt und erscheinen mehr als eine verschmälerte Basis der Blattspreite (Abb. **23**f). Sehr häufig wird eine Blattstielzone nicht ausgebildet, so daß die Spreite unmittelbar und oft ohne deutliche Grenze in das Unterblatt übergeht (Abb. **23**g).

Dagegen ergibt sich vielfach eine Grenzmarke daraus, daß die Blattbasis durch Meristeminkorporation erweitert und eventuell durch Meristemfusion ringförmig geschlossen wird (Abb. **17**y, **23**b, c). Durch anschließendes Längenwachstum können daraus den Stengel umhüllende und gegebenenfalls röhrenförmig geschlossene Blattscheiden werden, die von dem spreitenartig ausgebreiteten oberen Blatteil sehr verschieden sind (Abb. **23**d, f). An der Grenze zwischen Scheide und Spreite entsteht überdies in einigen Verwandtschaftsgruppen, so

besonders bei Gramineen, ein häutiger Auswuchs, die Ligula (Abb. **23**e). Manchmal bilden die ineinandergefügten, an einer verkürzten Sproßachse ansetzenden Blattscheiden einen markanten Scheinstamm, der bei großwüchsigen *Musa*-Arten eine Länge von 10 Metern und mehr erreichen kann.

Trotz der breit und flach angelegten Blattprimordien kommt es verschiedentlich zur Abrundung durch schwaches oder fehlendes Breitenwachstum und intensive Tätigkeit eines Ventralmeristems, wodurch zum Beispiel bei *Juncus*- und *Allium*-Arten so vollkommen stielrunde Organe entstehen können, daß später keine Spur des ursprünglichen Blattrandes mehr erkennbar ist.

Im Zusammenhang mit den von Anfang an breiten Blattprimordien wird eine größere Zahl von nahezu gleichwertigen Leitbündeln angelegt, die zur Blattspitze hin konvergieren, infolge des dominierenden Längenwachstums aber im übrigen einen parallelen Verlauf nehmen (Abb. **15**h, **23**d, e). Soweit während des relativ schwachen Breitenwachstums noch weitere Leitstränge eingeschaltet werden, ordnen sich diese parallel zu den ersten an. Verstärkt sich später das Breitenwachstum, dann werden die bereits vorhandenen Längsnerven auseinandergerückt, so daß sie einen mehr bogenförmigen Verlauf nehmen (Abb. **15**i, **23**f). Die entstehenden Zwischenräume werden häufig durch kleinere Leitbündel überbrückt, die regelmäßig leitersprossenartig, manchmal aber auch mehr netzig (z. B. *Smilax, Dioscorea*) angeordnet sein können. Die Ähnlichkeit solcher Blätter mit denen mancher Dikotylen (z. B. Melastomataceen, Abb. **18**h) ist bemerkenswert. Es ist daher sicher nicht berechtigt, grundsätzliche Unterschiede in der Entwicklung und im Bau der Monokotylen- und Dikotylenblätter anzunehmen.

Bestärkt wird diese Ansicht u. a. durch die Blätter der Araceen und Palmen. Man beobachtet hier eine verhältnismäßig frühe Gliederung in Ober- und Unterblatt und eine Spreitenentwicklung, die von einer stark verdickten Mittelrippe ausgeht, sowie einen noch kräftigeren, durch intensives Dickenwachstum (Förderung der Unterseite, Ventralmeristem) ausgezeichneten Blattstiel (Abb. **15**g, **17**k–s, **24**b, c). Zudem bewirkt das frühzeitig einsetzende Breitenwachstum der Spreite, daß die Leitbündel beiderseits des Mittelstranges nach Art fiederiger Seitennerven zum Blattrand hin ausbiegen und dort bogenförmig an den nächstoberen Seitennerv anschließen, und daß zum Teil auch Seitennerven vom Mittelbündel abzweigen (Abb. **15**g, **24**a, **116**f). Bei verschiedenen Araceen wird schließlich sogar in den Zwischenräumen eine netzige Nervatur ausgebildet, wodurch zum Teil eine vollkommene Ähnlichkeit mit Dikotylenblättern eintritt, während bei anderen Araceen und bei den Palmen kleinere parallel verlaufende Stränge eingeschaltet werden.

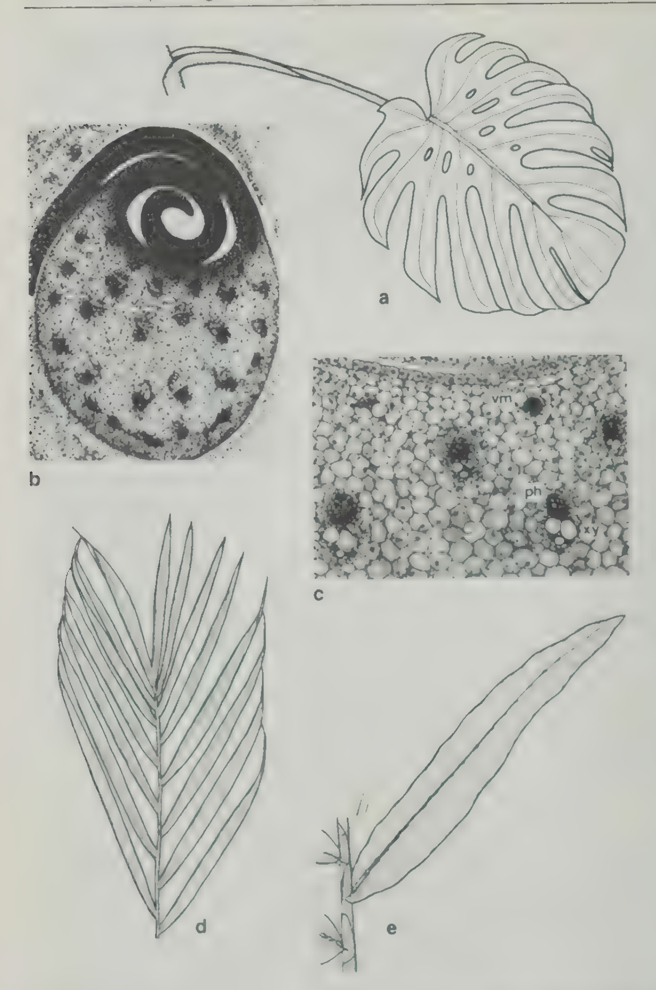


Abb. 24 *Monokotylen-Laubblätter.* **a)** *Monstera deliciosa.* Sekundäre Fiederung und Fensterbildung. Ein Teil der Fiedern noch nicht vollständig getrennt. **b, c)** *Rhaphidophora aurea.* b. Knospenlage, Querschnitt durch den mittleren Teil der Spreite. 40 : 1. c. Querschnitt durch den adaxialen Teil der Mittelrippe, älteres Stadium. Die aus dem Ventralmeristem (vm) hervorgegangenen Leitbündel wenden das Phloem (ph) zur Blattoberseite, das Xylem (xy) zur Unterseite. 65 : 1. **d)** *Chamaedorea shippii.* Sekundäre Fiederbildung. **e)** *Hedychium coronarium.* Fiedernervatur in der Spreite, Ligula (li) und scheidiges Unterblatt.

Mit dem ausgesprochen pleuroplasten Wachstumsmuster hängt es auch zusammen, daß in den beiden genannten Familien Fiederblätter auftreten können, die sonst für Monokotylen untypisch sind. Bei einigen Araceen entstehen sie in der gewohnten Weise durch teilweise Hemmung des Breitenwachstums (Abb. **116**a); in der Gattung *Monstera* werden dagegen zwischen den großen Seitennerven Trennlinien gebildet, die eine nachträgliche Gliederung der anfangs ungeteilten Spreite zur Folge haben, wobei auch, oft etwas verzögert, die bogenförmigen Verbindungen zwischen den Fiedernerven in der Nähe des Blattrandes zerrissen werden (Abb. **24**a). Ähnlich wie bei *Monstera* verläuft die Entwicklung ganz allgemein bei den Palmen. Als Besonderheit kommt hier hinzu, daß die Blätter in der Knospenlage zwischen den größeren Seitennerven plisseeartig gefaltet und zusammengepreßt werden. Während oder bereits vor der Entfaltung der Spreiten trennen sich die Fiedern an den vorgebildeten Stellen an den oberen oder unteren Falzrändern, sie bewahren aber nicht selten für kurze Zeit noch den Zusammenhalt an den Verbindungsstellen der Seitennerven in der Nähe des Randes (Abb. **24**d). Bei den Fiederpalmen werden die Blattabschnitte meist bis zur Blattspindel getrennt und durch deren Längenwachstum auseinandergerückt, während die Teilung bei den handförmigen Blättern der Fächerpalmen gewöhnlich unvollständig bleibt (Abb. **115**a).

Blätter mit pleuroplastem Wachstum, fiederigen Seitennerven, starker Mittelrippe und entsprechendem Blattstiel kommen auch bei den Scitamineen vor; sie besitzen aber durchweg parallel verlaufende kleinere Bündel zwischen den Hauptnerven, auch sind sie stets ungeteilt (Abb. **24**e). Allerdings können die sehr großen Blätter vieler Musaceen durch mechanische Einwirkung, vor allem durch den Wind, entlang der Seitennerven einreißen.

Literatur

Arbery, Agnes 1925: Monocotyledons. A morphological study. – Cambridge. Reprint Weinheim 1961.

Dulieu, H. 1967/68: Emploi de chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. – Bull. sci. Bourgogne 25: 13–72.

Eichler, A. W. 1861: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. – Diss. Marburg

Foster, A. S. 1936: Leaf differentiation in angiosperms. – Bot. Rev. 2: 349–372.

Foster, A. S. 1952: Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint. – Amer. J. Bot. 39: 752–766.

Guédès, M. 1972: Contribution à la morphologie du phyllome. – Mém. Mus. nat. Hist. nat. Bot. 21.

Hickey, L. J. 1973: Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. – Amer. J. Bot. 60: 17–33.

Hagemann, W. 1970: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. Bot. Jahrb. Syst. 90: 297–413.

Jeune, B. 1978: Sur le déterminisme de la forme de feuilles de Dicotylédones. – Adansonia 18: 83–94.

Kaplan, D. R. 1973: Comparative developmental analysis of the heteroblastic leaf series of axillary shoots of *Acorus calamus (Araceae)*. – Cellule 69: 253–290.

Kaplan, D. R. 1973: The problem of leaf morphology and evolution of the monocotyledons. – Quart. Rev. Biol. 48: 437–457.

Kürbs, S. 1973: Vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien an Ranunculaceen-Fiederblättern. – Bot. Jahrb. Syst. 93: 130–167, 325–371.

Stevenson, D. W. 1973: Phyllode theory in relation to leaf ontogeny in *Sansevieria trifasciata*. – Amer. J. Bot. 60: 387–395.

Thomasson, M. 1969: De la croissance de la feuille de *Jasminum nudiflorum*. – Bull. Soc. bot. France 116: 49–65.

Weberling, F. 1956–1976: Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dikotylen. – Beitr. Biol. Pfl. 32–52.

Ausbildung der Gewebe

Parallel zu den Wachstumsvorgängen und der Anlegung der Leitgewebestränge beginnt die Differenzierung der verschiedenen Gewebearten und Zelltypen. Die meist chlorophyllose Epidermis bleibt, wie an der Sproßachse, als einheitliche Schicht lückenlos zusammenschließender Zellen erhalten. Einige Epidermiszellen schlagen jedoch frühzeitig eine abweichende Entwicklung ein. Zu ihnen gehören die Mutterzellen der Spaltöffnungen oder Stomata; sie liefern entweder durch einfache Teilung direkt die beiden Schließzellen oder geben zuvor, nach charakteristischen Teilungsmustern, eine bis mehrere mesogene Nebenzellen oder Subsidiärzellen ab (Abb. **26**a, b, d–g). In vielen Fällen, besonders bei Monokotylen, entstehen perigene Nebenzellen aus den normalen Epidermiszellen, die an die Spaltöffnungen angrenzen (Abb. **26**c, h). In manchen Fällen ist die Herkunft der Nebenzellen an ihrer Gestalt und Anordnung im fertig ausgebildeten Zustand zu erkennen (Abb. **26**e–g), oftmals aber nur durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen festzustellen. Gramineen und Cyperaceen zeichnen sich durch einen stark abweichenden Schließzellentyp aus (Abb. **26**h). Sehr häufig kommen Haare oder Trichome verschiedener Art vor (Abb. **25**c–m), die aus Epidermiszellen hervorgehen und vorwiegend dem Schutz des Blattes gegen Sonneneinstrahlung, zu starke Transpiration, Tierfraß usw. oder der Abscheidung von Sekreten und Exkreten dienen. Merkmale der Epidermis haben oftmals wichtige diagnostische Bedeutung in der Taxonomie, weil sie leicht sichtbar und auch an Herbarmaterial gut erkennbar sind.

Das von den Epidermen bedeckte innere Gewebe des Blattes, das Mesophyll, entwickelt sich großenteils zu chlorophyllhaltigem Parenchym. Besonders in der Spreite entsteht häufig aus den oberen Schichten des Plattenmeristems ein Palisadenparenchym mit senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen, aus den unteren dagegen ein sehr lockeres Schwammparenchym (Abb. **25**a). Bei sehr vielen Arten sind jedoch die Unterschiede zwischen oberem und unterem Mesophyll undeutlich oder gar nicht vorhanden, und häufig werden überhaupt

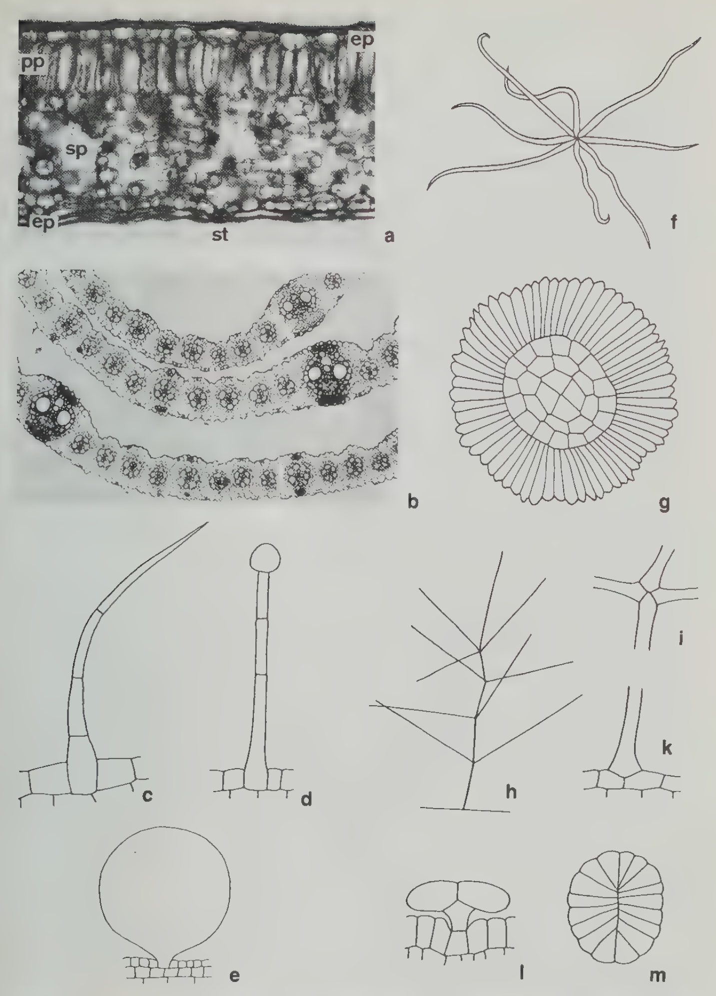


Abb. 25 **a, b)** Querschnitte durch Laubblattspreiten. a. *Helleborus niger.* Die Epidermen (ep), untere mit Spaltöffnungen (st), schließen das in Palisadenparenchym (pp) und Schwammparenchym (sp) gegliederte Mesophyll ein. 75 : 1. b. *Andropogon halepensis.* Leitbündel von chlorophyllhaltigen Kranzzellen umgeben (C-4-Typ). 45 : 1. **c-m)** Haarformen. c. *Tradescantia crassifolia.* 70 : 1. d. *Pelargonium radula.* Gestieltes Drüsenhaar. 100 : 1. e. *Piper betle.* Perl-Drüsenhaar. 30 : 1. f. *Quercus ilex.* Sternförmiges Büschel einzelliger Haare. 85 : 1. g. *Tillandsia* spec. Als Saugschuppe fungierendes Schildhaar, Aufsicht. 120 : 1. h–k. *Verbascum bombyciferum.* Ansatzstelle und Verzweigung stärker vergrößert. 25 : 1. 140 : 1. l, m. *Pilea cadieri.* Schildhaar im Längsschnitt und in der Aufsicht. 70 : 1.

keine speziellen Zellformen ausgebildet. Undifferenziert ist gewöhnlich auch das Parenchym der Blattstiele und Unterblätter, zudem enthält es meist deutlich weniger Chlorophyll (Ausnahmen finden sich bei spreitenartigen Nebenblättern; vgl. S. 44). Besondere Erwähnung verdient der C_4-Typ, der bei Bewohnern trockener Gebiete auftritt. Diese haben eine spezielle Variante der Photosynthese entwickelt, die es erlaubt, die Spaltöffnungen tagsüber geschlossen zu halten. Solche C_4-Pflanzen sind auch anatomisch kenntlich an den chlorophyllreichen Kranzzellen, welche die Leitbündel umgeben (Abb. **25**b).

Die Leitbündel differenzieren sich in der gleichen Weise wie in der Sproßachse. Im Normalfall sind sie so orientiert, daß das Xylem zur Blattoberseite, das Phloem zur Unterseite weist (Abb. **16**d). Ein aus dem Blatt in die Sproßachse eintretender Spurstrang wendet daher erwartungsgemäß das Xylem nach innen, das Phloem nach außen. Fasergruppen, welche die Leitbündel begleiten, sind auch im Blatt, besonders im Blattstiel und in der Mittelrippe, häufige Erscheinungen.

Die besonderen Wachstumsvorgänge im Blattstiel und in der Mittelrippe bewirken oft eine mehr oder weniger stark abweichende, manchmal ziemlich komplizierte Anordnung des Leitgewebes. Deutlich ist bei vielen Dikotylen die Tendenz, im Zusammenhang mit der Förderung der morphologischen Unterseite, einen nahezu oder gänzlich geschlossenen Leitgewebering zu bilden, wobei das Xylem jeweils von der Unterseite fort nach innen gewendet ist (Abb. **20**a, b, d). Entsprechendes gilt für Monokotylen mit wohlentwickelten Blattstielen (Araceen, Palmen, Scitamineen), nur daß dort eine größere Zahl einzelner, über den Querschnitt zerstreuter Leitbündel vorhanden ist (Abb. **17**o–r, **24**b). Auffällig ist aber, daß in den Derivaten des Ventralmeristems, obwohl dieses an der Blattoberseite liegt, häufig Leitgewebe differenziert wird, dessen Xylem nach innen weist (Abb. **20**b, c, **24**c, **29**b, c); man spricht in solchem Fall von inversem Leitgewebe. Besonders bei stielrunden Blättern und Blattstielen kann dadurch ein Querschnittbild entstehen, das dem einer Sproßachse völlig gleicht (Abb. **29**c).

Literatur

Fryns-Claessens, E., Van Cotthem, W. R. J. 1973: A new classification of the ontogenetic types of stomata. – Bot. Rev. 39: 71–138.

Johnson, H. B. 1975: Plant pubescence: an ecological perspective. – Bot. Rev. 41: 233–258.

Linsbauer, K. 1930: Die Epidermis. – Handb. Pfl. Anat. IV. – Berlin

Meyer, F. J. 1962: Das trophische Parenchym. A. Das Assimilationsgewebe. – Handb. Pfl. Anat. IV 7A. – Berlin.

Napp-Zinn, K. 1973: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. – Handb. Pfl. Anat. 8/2. – Berlin.

Uphof, J. C. Th. 1962: Plant hairs. – Handb. Pfl. Anat. 4/5. – Berlin.

Kongenitale und postgenitale Verwachsung

In den vorgehenden Abschnitten ist gelegentlich von Konkauleszenz, Rekauleszenz, Metatopie und Meristemfusion die Rede gewesen. Diese Erscheinungen werden häufig auch mit dem Begriff der kongenitalen Verwachsung umschrieben, da die als selbständig gedachten Organe oder Organteile ganz oder teilweise miteinander vereinigt sind. Es handelt sich jedoch nicht um einen beobachtbaren, während der Ontogenese stattfindenden Verwachsungsvorgang, vielmehr sind die betreffenden Organteile bereits miteinander vereinigt, wenn sie äußerlich sichtbar hervortreten. In gewisser Weise kann man die kongenitale Verwachsung aber als phylogenetischen Prozeß auffassen, wenn man sich vorstellt, daß die Organe in einem früheren, ursprünglicheren Zustand völlig getrennt waren bzw. sich an dem Ort befunden haben, der dem Idealschema eines Sprosses entspricht, daß aber im Laufe der Stammesgeschichte die heute zu beobachtenden Veränderungen und Komplikationen eingetreten sind. Charakteristisch für kongenitale Verwachsungen ist, daß sie die unteren Organteile, selten die ganzen Organe erfassen; dagegen kommt es nicht vor, wie aus dem ontogenetischen Ablauf verständlich wird, daß eine kongenitale Verwachsung nur im oberen Teil auftritt und der untere frei bleibt.

Grundsätzlich hiervon verschieden ist die postgenitale Verwachsung, da sich ein wirklicher Verwachsungsvorgang abspielt, der sich in der Ontogenese verfolgen läßt. Es kommen getrennt entstandene Organe oder Organteile miteinander in Kontakt und werden auf verschiedene Weise, durch klebrige Substanzen, Verzahnung der Epidermiszellen usw. verbunden. Die Vereinigung kann daher an beliebigen Orten stattfinden und eventuell auch auf die oberen Organteile beschränkt sein. Beispiele für postgenitale Verwachsungen findet man allerdings vorwiegend im Blütenbereich (Abb. **54**e, f).

Literatur

Celakovsky, L. 1884: Ueber ideale oder kongenitale Vorgänge in der Phytomorphologie. – Flora 67: 435–460.

Sattler, R. 1978: „Fusion“ and „continuity“ in floral morphology. – Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 36: 397–405.

Metamorphosen

Die Vielfalt der Blattformen ist außerordentlich groß. Eine Unterscheidung zwischen „normalen“ und metamorphosierten Blättern ist daher ziemlich willkürlich und kann nur mit dem praktischen Zweck größerer Übersichtlichkeit begründet werden. Dasselbe gilt auch für die gesonderte Behandlung der peltaten Phyllome im nachfolgenden Kapitel.

Es wurde schon auf die Blätter hingewiesen, die keine eigentliche flächige Spreite ausbilden. Bei ihnen fällt die Funktion der Photosynthese der Mittelrippe bzw. dem Blattstiel zu, Teilen des Blattes also, in denen sonst der Anteil des chlorophyllhaltigen Parenchyms gegenüber den Leit- und Stützgeweben zurückzutreten pflegt. Man kann solche Organe in einem weiteren Sinne als Phyllodien bezeichnen; meistens wird der Begriff allerdings nur dann verwendet, wenn die Mittelrippe (bzw. der Blattstiel) der Funktion als Assimilationsorgan entsprechend, abgeflacht sind. Manchmal kommt dies durch stark gesteigertes „Dickenwachstum" zustande, wie in der seitlich abgeplatteten Mittelrippe einiger *Acacia*-Arten (Abb. **27**d). Häufiger ist ein mehr oder weniger kräftiges Breitenwachstum, das eine bogig-parallele (Abb. **27**a–c, d–f), zuweilen aber auch eine mehr fiederig-netzige Nervatur zur Folge haben kann. Die Bewertung solcher Organe als Phyllodien beruht allerdings hauptsächlich auf dem Vergleich mit nahe verwandten Arten oder mit weniger umgebildeten Phyllomen am gleichen Individuum; für sich allein genommen unterscheiden sie sich nicht wesentlich von normalen Blattspreiten besonders der Melastomataceen und vieler Monokotylen. In diesem Zusammenhang müssen auch die Fälle erwähnt werden, in denen das Unterblatt die Aufgabe der Oberblatt-Spreite allein übernimmt. Ein Beispiel finden wir in den Nebenblättern von *Lathyrus aphaca*, wo das Oberblatt in eine Ranke umgewandelt ist (Abb. **30**b).

Blattorgane dienen ganz allgemein in den jüngeren Entwicklungsstadien dem Schutz des Vegetationspunktes, der noch jüngeren Blattprimordien und der unentwickelten Seitentriebe, und oft trifft das in besonderem Maße für die basalen Teile, speziell das Unterblatt zu (Abb. **28**a). Praktisch bei allen Arten kommen Phyllome vor, die nur noch in geringem Maße oder gar nicht mehr der Photosynthese dienen und bei denen der Schutz der jüngsten Organe zur Hauptaufgabe wird. Es betrifft das Niederblätter an Rhizomen, unteren Stengelteilen, Brutknospen und vor allem an Triebknospen, welche die ungünstige Jahreszeit überdauern, ferner reduzierte Phyllome bei xermorphen Gewächsen, z. B. ginsterartigen und cactoiden Wuchsformen, Vorblätter an Seitentrieben, Hochblätter oder Brakteen in der Blütenregion usw. Es ist verständlich, daß bei solchen Organen das Oberblatt gewöhnlich unentwickelt bleibt und vor allem das Unterblatt zur Geltung kommt, das oftmals im Vergleich zu den Laubblättern stark vergrößert wird.

Bei den Dikotylen endet die Entwicklung solcher Blätter meist gewissermaßen auf dem beschriebenen dreieckigen Stadium (S. 33) oder sie schreitet doch nur bis zur beginnenden Gliederung in Ober- und Unterblatt fort; anschließend findet dann nur noch eine Vergrößerung des Unterblattes statt (Abb. **28**c, d). Bei Knospenschuppen kommt es aber auch vor, daß praktisch nur die Nebenblätter ausgebildet werden,

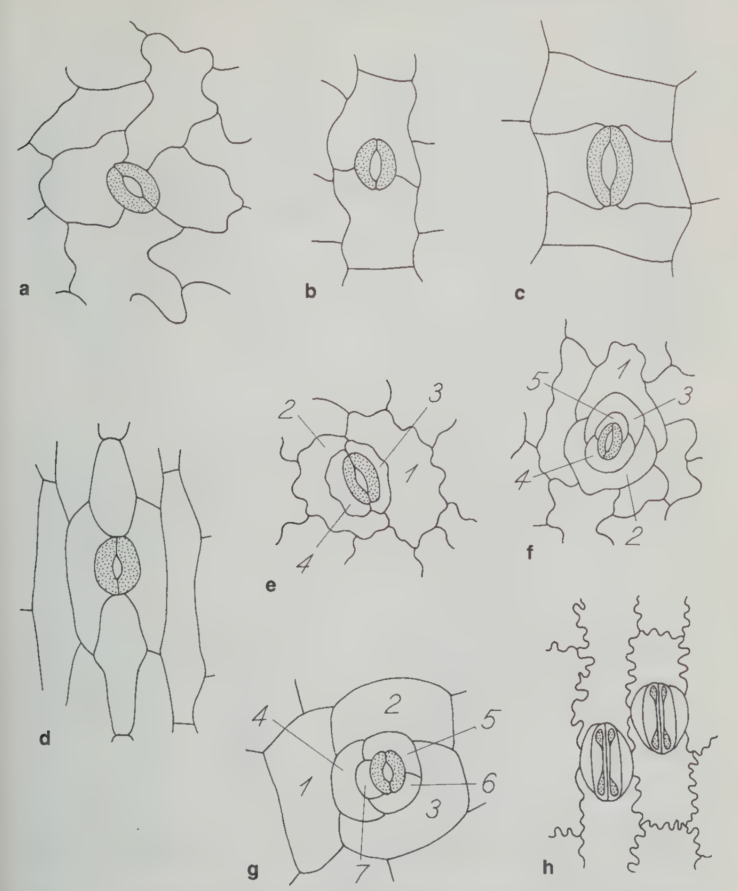


Abb. 26 Spaltöffnungstypen. **a)** *Helleborus niger.* Ungeordnete perigene Nebenzellen. **b)** *Dianthus spec.*. Eine mesogene, eine perigene Nebenzelle. **c)** *Zebrina pendula.* Nebenzellen perigen. **d)** *Allium spec.* Nebenzellen perigen. **e)** *Coffea arabica.* Mesogene Nebenzellen parallel zu den Schließzellen. **f)** *Goldfussia isophylla.* Mesogene Nebenzellen quer zu den Schließzellen. **g)** *Aeonium hispanicum.* Mesogene Nebenzellen in einer ⅓-Spirale. **h)** *Carex vesicaria.* Gramineen- und Cyperaceen-Typ der Schließzellen, Nebenzellen perigen. – a–d, g, h 210 : 1, e, f 300 : 1.

die dann wie zwei selbständige, nebeneinander stehende Organe erscheinen (Abb. **28**f), oder daß Blattstiele und Spreiten wesentlich mitbeteiligt sind. Unter den Monokotylen sind mehr oder weniger lange röhrenförmige, den Stengel umschließende Scheiden häufig, und

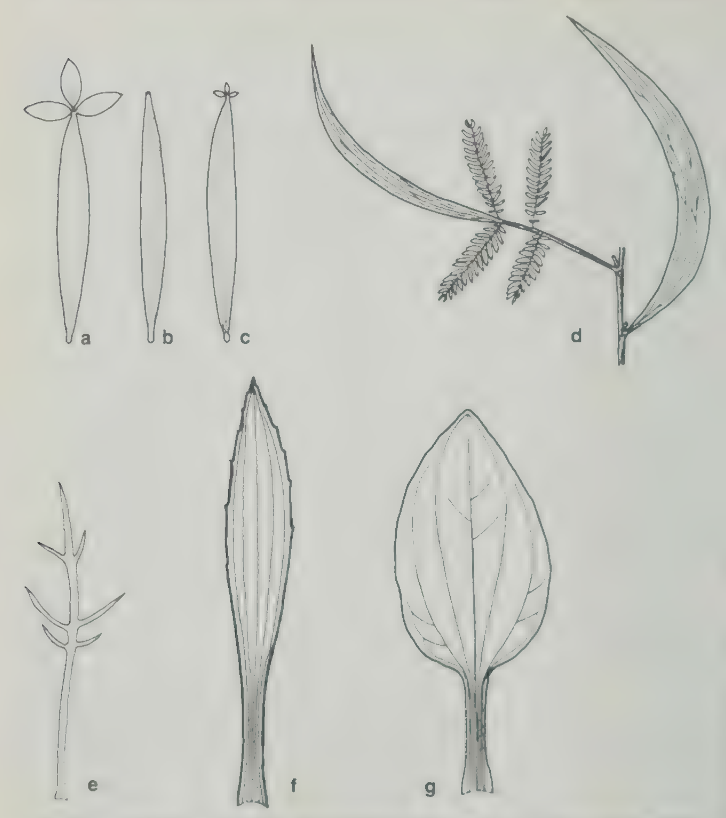


Abb. 27 **a–c)** *Oxalis bupleurifolia*. Blattstiel-Phyllodien. **d)** *Acacia melanoxylon*. Blattstiel-Rhachis-Phyllodium und Übergangsform mit teilweise fiedriger Spreite. **e–g)** Fiederblatt und Rhachis-Phyllodien in der Gattung *Plantago*. e. *P. coronopus*. f. *P. lanceolata*. g. *P. major*. (a–c nach Troll).

zwar auch dort, wo bei den Laubblättern das Unterblatt nur sehr schwach entwickelt ist. Für die adossierten Vorblätter der Monokotylen ist vielfach eine mehr oder weniger zweikielige Form charakteristisch (Abb. 28b).

Werden in den Blättern Reservestoffe in größerem Ausmaß gespeichert, so drückt sich das wie bei der Sproßachse in einer Verdickung der Organe aus. Bei wasserspeichernden Phyllomen, wie sie u. a. bei Crassulaceen und Aizoaceen vorkommen, spricht man entsprechend von Blattsukkulenz. Oft geht die Verdickung hier so weit, daß die

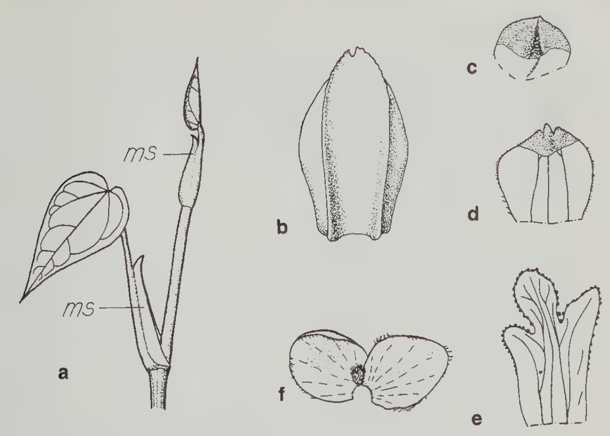


Abb. 28 **a)** *Piper betle.* Triebspitze mit zwei jungen Laubblättern. Die Medianstipel (ms) umhüllt anfangs den Vegetationskegel mit den jüngsten Blattprimordien. **b)** *Tillandsia spec.* Zweikieliges adossiertes Vorblatt eines Seitentriebes von der adaxialen Seite gesehen. **c–e)** *Prunus armeniaca.* Knospenschuppen und Übergangsform zu den Laubblättern. **f)** *Corylus avellana.* Nebenblatt-Knospenschuppen mit rudimentärem Oberblatt. (c–e nach Rutishauser).

Organe einen breitelliptischen bis kreisrunden, manchmal auch mehr dreieckigen Querschnitt annehmen (Abb. **29**b, c). Das Wassergewebe ist häufig zentral unterhalb der chlorophyllführenden Zellschichten ausgebildet, oftmals liegt es aber auch über diesen unmittelbar unter der Epidermis (Abb. **29**a). Phyllome, in denen Nährstoffe gespeichert werden, haben meist die schuppenförmige Gestalt von Niederblättern; bei vielen Liliaceen bilden sie, oft zu mehreren an einer verkürzten Sproßachse sitzend, die Zwiebeln (Abb. **112**a). Es können jedoch auch die Unterblätter von normalen Laubblättern als Speicherorgane dienen, nachdem die Oberblätter abgeworfen oder verwelkt sind (Abb. **91**a).

Bei vielen Arten bieten Stacheln am Rand oder auf der Fläche der Blätter einen gewissen Schutz gegen Tierfraß. Besonders kräftig entwickelt sind die Stacheln oft an der Spitze des Blattes oder der Seitenlappen und Fiedern; sie stellen dort das stark sklerenchymatisierte Ende der Mittelrippe oder der Seitennerven dar. Wird bei solchen Blättern die flächige Entwicklung reduziert und schließlich ganz unterdrückt, so bleiben der Endstachel und eventuell zusätzliche Seitenstacheln zurück, die das ganze Blatt repräsentieren und dann als Blattdornen bezeichnet werden. Manchmal kommt es dabei zu einer Arbeitsteilung, indem etwa die Blätter der Hauptachse in Dornen umgewandelt werden, während die achselständigen Seitentriebe grüne

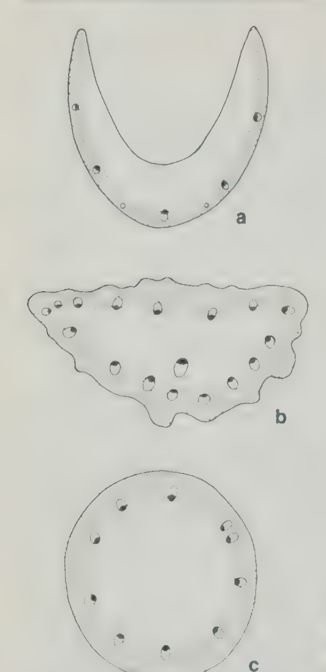


Abb. 29 Querschnitte durch sukkulente Laubblätter. Chlorophyllgewebe punktiert, Wassergewebe weiß, Xylem in den Leitbündeln schwarz. **a)** *Cyanotis navicularis.* 4 : 1. **b)** *Haworthia papillosa.* 6,5 : 1. **c)** *Kleinia ficoides.* 4,5 : 1.

und wenig bestachelte oder ganz unbewehrte Blätter tragen (z. B. *Berberis*-Arten, Abb. **30**a). Umgekehrt verhält es sich u. a. bei Cactaceen, bei denen die Dornen auf verkürzten Achseltrieben sitzen und wahrscheinlich den Blättern entsprechen (Abb. **99**g); Wohlentwickelte laubige Tragblätter der dornigen Kurztriebe kommen allerdings nur in der Gattung *Pereskia* vor. Eine andere Lösung besteht darin, daß normale Oberblätter ausgebildet werden, während die Nebenblätter verdornen und daher paarig angeordnet sind (z. B. *Robinia*, cactoide *Euphorbia*-Arten; Abb. **92**m).

Eine neue, ihnen normalerweise nicht zukommende Aufgabe übernehmen die Blätter zuweilen mit der Stützung des Sproßsystems. Es geschieht das mit Hilfe von Blattranken, das sind spreitenlose Blattspindeln oder Mittelrippen. Manchmal kann das ganze Oberblatt in eine Ranke umgewandelt sein (z. B. *Lathyrus aphaca*, Abb. **30**b), häufiger ist nur der vordere Teil des Blattes betroffen wie bei zahlreichen *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten (Abb. **30**a) oder den allmählich in eine Rankenspitze verschmälerten linealischen Blättern von *Gloriosa* (*Liliaceae*) und von Flagellariaceen.

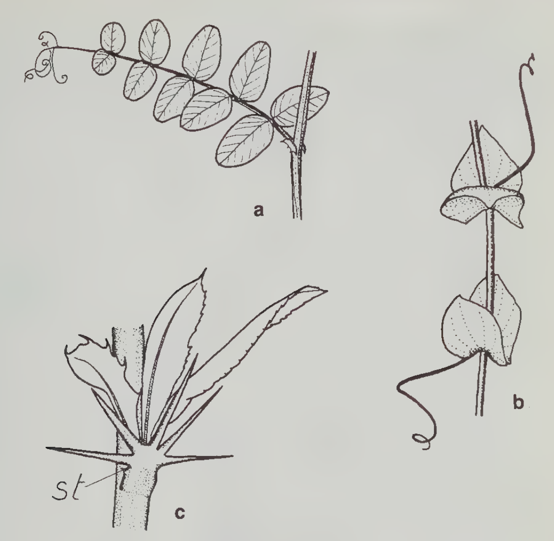


Abb. 30 **a)** *Vicia sepium.* Distale Fiedern in Ranken umgewandelt. **b)** *Lathyrus aphaca.* Nebenblätter laubig; das Oberblatt besteht aus einer einfachen Ranke. **c)** *Berberis spec.* Verdorntes Tragblatt; die angedeuteten Stipeln (st) markieren die Grenze zwischen Ober- und Unterblatt. Achselständiger Laubtrieb. – (b aus G. Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Parey, Berlin).

Schließlich werden die Blätter in einigen Verwandtschaftsgruppen auch in den Dienst der Wasser- und Nährstoffaufnahme gestellt. In hohem Maße ist hierauf ein Teil der Bromeliaceen spezialisiert, deren Wurzeln nur noch der Befestigung der Pflanzen am Substrat dienen. Die Anpassung besteht jedoch hauptsächlich in der Entwicklung besonderer Saugschuppen (Abb. **25**g) und weniger in der Ausbildung spezieller Blattformen. Dagegen haben einige der fleisch- oder insektenfressenden (carnivoren oder insectivoren) Pflanzen die Blätter zu Fangapparaten umgestaltet. Erwähnt seien die verschiedenartig gestalteten Organe bei Sarraceniales (Abb. **31**m, **84**c, f, h, i) und die kleinen Fangschläuche an den Wasserblättern von *Utricularia.*

Literatur (s. auch Der Kormus und Der vegetative Sproß, S. 4)

Foster, A. S. 1928: Salient features of the problem of bud-scale morphology. – Biol. Rev. 3: 123–164.

Markgraf, F. 1955: Über Laubblatt-Homologien und verwandtschaftliche Zusammenhänge bei Sarraceniales. – Planta 46: 414–446.

Stevenson, D. W. 1973: Phyllode theory in relation to leaf ontogeny in *Sansevieria trifasciata.* – Amer. J. Bot. 60: 387–395.

Peltate Phyllome, Unifazialität

Hin und wieder treten Blätter auf, bei denen sich die Spreitenränder nicht auf dem Blattstiel fortsetzen, sondern über die Blattmitte hinweg miteinander verbunden sind (Abb. **31**a, d, l). Der verbindende Teil, die Querzone, kann selbst zu einem spreitenartigen Flügel auswach-

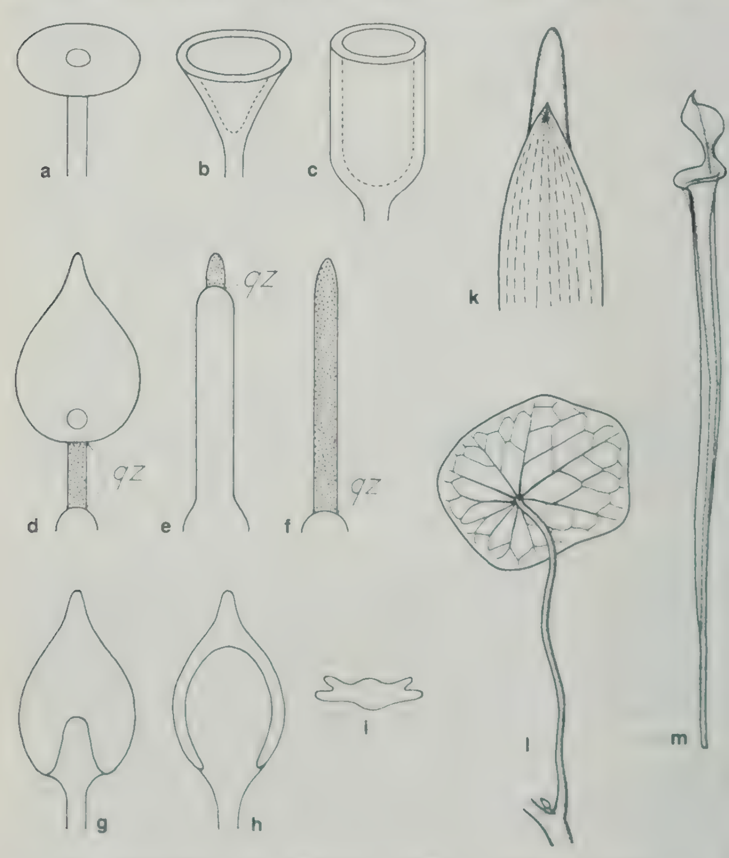


Abb. 31 **a–c)** Schildblatt (peltates Blatt im engeren Sinne) und Übergang zum Schlauchblatt (ascidiaten Blatt). **d–f)** Unifaziale Blatteile (punktiert): Blattstiel, Spreitenspitze, ganzes Oberblatt. qz = Querzone. **g, h)** Diplophylle Blätter mit kleinem und großem adaxialem Spreitenlappen. **i)** Querschnitt durch diplophylles Blatt mit kongenital verwachsenen Spreitenlappen. **k)** *Chionodoxa sardensis*. Bifazialer Blatteil und Übergang in die unifaziale Spitze. **l)** *Tropeolum majus*. Schildförmige Blattspreite und unifazialer Blattstiel. **m)** *Sarracenia flava*. Schlauchförmiges Blatt einer carnivoren Pflanze.

sen, so daß eine einheitliche Blattfläche entsteht, an welcher der Blattstiel zentral oder mehr exzentrisch an der Unterseite anzusetzen scheint. Solche Blätter werden peltat oder schildförmig genannt. Nicht immer ist die Spreitenfläche jedoch in einer Ebene ausgebreitet, sie kann auch ringsum aufgerichtet und mehr trichter- oder krugförmig gestaltet sein (Abb. **31**b, c, m); man betrachtet sie als ascidiate oder schlauchförmige Sonderform eines peltaten Phylloms. Zu beachten ist, daß ascidiate Blattspreiten ihre Oberseite nach innen, die Unterseite nach außen wenden. Ferner kommt es gelegentlich vor, daß in einem ascidiaten Blatt die Querzone gefördert, das Wachstum in der Transversalebene jedoch gehemmt wird. Es entsteht dann ein diplophylles Blatt mit einem adaxialen und einem abaxialen Spreitenlappen (Abb. **31**g–i). Die einander zugekehrten Blattoberseiten sind gewöhnlich mehr oder weniger kongenital verwachsen, so daß sich ein vierflügeliger bis vierkantiger Querschnitt mit reduzierter Oberseite ergibt.

Auch am Unterblatt, vor allem, wenn es scheidenartig ausgebildet ist, kann eine Querzone auftreten, so daß die Blattränder, statt sich auf dem Blattstiel fortzusetzen, die Blattmitte überqueren (Abb. **28**a, **31**d). Wenn die Querzone eines solchen Unterblattes deutlich entwikkelt ist, spricht man von einer Medianstipel. Wie beim peltaten Oberblatt liegt die Querzone auf der adaxialen Seite des Blattstieles oder, was dasselbe ist, der Blattstiel scheint an der abaxialen, d. h. an der Unterseite der Blattscheide anzusetzen.

Peltate Blätter im weiteren Sinne besitzen häufig sowohl an der Blattspreite als auch am Unterblatt eine Querzone, und gewöhnlich weist der dazwischenliegende Blattstiel einen runden Querschnitt auf und läßt keine Andeutung von Blatträndern erkennen. Entsprechend kann aber auch das ganze Oberblatt stielrund ausgebildet sein, wie zum Beispiel bei *Juncus*- und *Allium*-Arten, oder es beschränkt sich der abgerundete Teil auf die äußerste Blattspitze; in diesen Fällen ist folglich nur eine Querzone vorhanden (Abb. **31**e, f, k). Hingegen treten bei Fiederblättern manchmal auch Querzonen jeweils oberhalb und unterhalb der einzelnen Fiedern auf. Da sich nun immer die Unterseite der Querzonen ringsum auf den stielrunden Blattabschnitten fortzusetzen scheint, ist die Vorstellung entstanden, die gesamte Stieloberfläche gehöre der morphologischen Unterseite an und die Oberseite sei durch kongenitale Verwachsung in dem nach oben gefalteten Blatteil verschwunden, weswegen auch die Ränder fehlten. Im Gegensatz zu den normalen flächigen, mit Rändern versehenen bifazialen Blatteilen ist ein solcher runder, randloser Teil unifazial genannt worden. Eine Bestätigung für diese Auffassung hat man auch darin gesehen, daß die Leitbündel alle das Xylem nach innen, das Phloem entsprechend nach außen zur Oberfläche zu wenden pflegen (Abb. **20**d, **29**c).

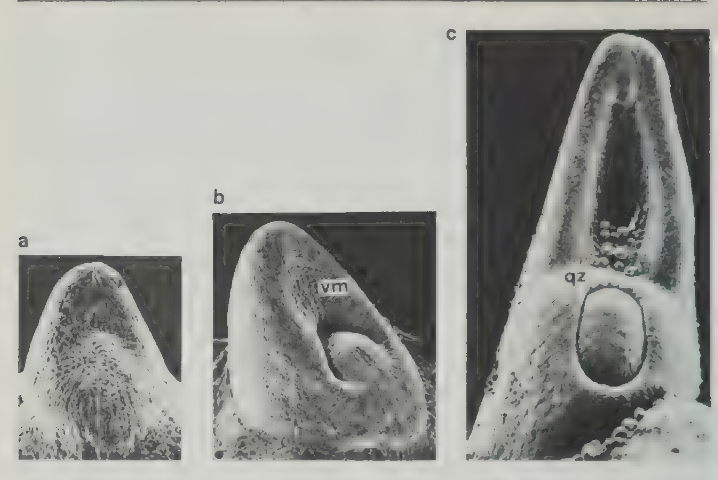


Abb. 32 *Piper betle*. Drei Stadien der Blattentwicklung. **a)** Der Vegetationspunkt (vp), nicht scharf gegen das Primordium abgesetzt, wird bei der Blattbildung großenteils „aufgebraucht". **b)** Markierung der Grenze zwischen Ober- und Unterblatt durch das Ventralmeristem (vm), das eine kräftige Verdickung bewirkt. **c)** Spreitenflügel heben sich von der Mittelrippe ab; am unteren Ende der Verdickungszone ist eine Querzone (qz) entstanden; das Unterblatt umschließt den Vegetationskegel. 75 : 1

Wie gezeigt wurde, gibt es in der Tat Oberblätter oder ganze Blattorgane, die stielrund am Vegetationspunkt in Erscheinung treten (S. 45) und die daher vielleicht als unifazial im obigen Sinne interpretiert werden können. Phyllome müssen also nicht, wie auf der anderen Seite geltend gemacht worden ist, bei ihrer Entstehung grundsätzlich bifazial und mit Randzonen versehen sein. Gleichwohl spricht die Entwicklungsgeschichte der peltaten Blätter sowie der binsenartigen Oberblätter, soweit bekannt, für eine primäre, durch späteres Dickenwachstum kaschierte Bifazialität (S. 41, 47). Die Querzonen bilden sich demnach an der Oberseite, und die daraus hervorgehenden Spreitenteile und Medianstipeln müssen folglich als Auswüchse der Blattoberseite am oberen und unteren Ende der Dickenwachstumszone angesehen werden (Abb. **28**a, **32**a–c). Weiter wurde schon hervorgehoben, daß inverse Leitbündel auch an bifazialen Blatteilen vom Ventralmeristem hervorgebracht werden können (S. 52). Es empfiehlt sich daher, den Begriff unifazial nur in einem beschreibenden Sinne für solche Blattorgane zu verwenden, die während der Entwicklung oder im fertig ausgebildeten Zustand stielrund sind oder, allgemeiner, bei denen sich Ober- und Unterseite nicht abgrenzen lassen.

Literatur

Decandolle, C. 1899: Sur les feuilles peltées. – Bull. Trav. Soc. bot. Genève I. 9: 1–51.

Franck, D. H. 1976: The morphological interpretation of epiascidiate leaves – an historical interpretation. Bot. Rev. 42: 345–388.

Hagemann, W. 1970: Unifazialität und Peltation. In: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. – Bot. Jahrb. Syst. 90: 390–404.

Kaplan, D. R. 1977: Comparative developmental evaluation of the morphology of unifacial leaves in the monocotyledons. – Bot. Jahrb. Syst. 95: 1–105.

Roth, Ingrid: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. – Planta 40: 350–376.

Troll, W., Meyer, H. J. 1955: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifacialer Blattstrukturen. – Planta 46: 286–360.

Die Wurzel

Der Vegetationspunkt

Der Wurzelvegetationspunkt muß beim Eindringen in den Erdboden einen erheblichen mechanischen Widerstand überwinden. Da jedoch Blattorgane fehlen, die sich über das empfindliche embryonale Gewebe legen könnten, muß dieses auf andere Weise geschützt werden. Das geschieht mit Hilfe der Wurzelhaube oder Calyptra, die vom Vegetationspunkt hervorgebracht wird, indem dieser nicht nur Zellen nach hinten, sondern auch nach vorn abgibt (Abb. **33**). Dabei werden die sich rasch abnutzenden Zellen der Wurzelhaube von hinten her immer wieder erneuert.

Auch in anderer Hinsicht bestehen wesentliche Unterschiede gegenüber einem Sproßvegetationspunkt. Zumindest in jungen Entwicklungsstadien sind mehrere vertikal übereinanderliegende, voneinander getrennte Initialzellen oder -zellgruppen vorhanden. Aus diesen gehen deutlich gegeneinander abgrenzbare Bildungsgewebezonen oder Histogene hervor, die ihrerseits wohldefinierte Teile der Wurzel liefern. So lassen sich bei den Monokotylen Plerom, Periblem und Calyptrogen unterscheiden, aus denen sich der Zentralzylinder, die Rinde mit der Epidermis und die Wurzelhaube entwickeln (Abb. **33**a, b, **34**a). Bei den Dikotylen liegen die Verhältnisse ähnlich, doch bildet sich dort die Epidermis auf kompliziertere Weise aus den innersten Teilen der Wurzelhaube (Abb. **33**d). Auffällig ist das äußerst regelmäßige Zellteilungsmuster in den Histogenen, das die Entstehung langer, großenteils die Wurzel in ihrer ganzen Länge durchziehender Zellreihen zur Folge hat.

Im Vegetationspunkt älterer Wurzeln geht häufig die Trennung der Histogeninitialen verloren. Ferner bildet sich gewöhnlich ein zentraler

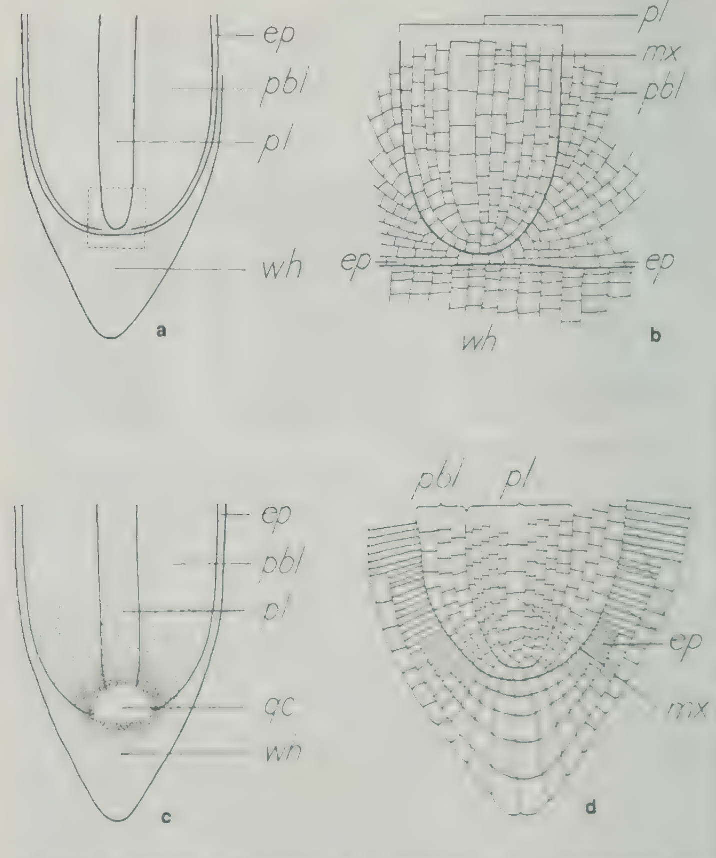
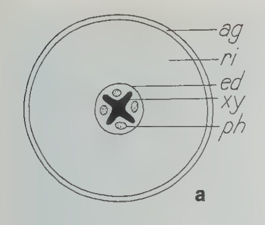


Abb. 33 Wurzelspitzen im Längsschnitt. **a, b)** Monokotylen-Typ. a. Schematische Darstellung. b. *Eriophorum vaginatum*. Zelluläre Zeichnung des markierten Ausschnittes in a. 300 : 1. **c, d)** Dikotylen-Typ. c. Schematische Darstellung. d. *Brassica nigra*. Zelluläre Zeichnung. 220 : 1. – ep = Epidermis, mx = Metaxylem, pbl = Periblem, pl = Plerom, qc = Ruhezone (quiescent centre), wh = Wurzelhaube.

Bereich mit sehr geringer Zellteilungsrate aus, das quiescent centre (Abb. 33c). Die Funktion der Initialen wird dann praktisch von Zellen übernommen, die in einer schalenförmigen Zone etwas vom Scheitelpunkt entfernt liegen.



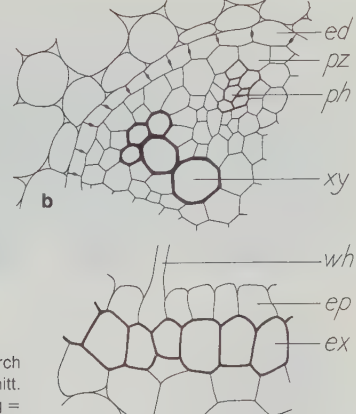


Abb. 34 *Caltha palustris*. Querschnitt durch eine junge Wurzel. **a)** Gesamtquerschnitt. 20 : 1. **b, c)** Ausschnitte aus a. 200 : 1. – ag = Abschlußgewebe (Epidermis, Exodermis), ed = Endodermis, ep = Epidermis, ex = Exodermis, ph = Phloem, pz = Perizykel, ri = Rinde, xy = Xylem, wh = Wurzelhaar.

Entwicklung, Anordnung der Gewebe, Verzweigung

Die Epidermis wird wegen ihrer besonderen Funktion auch Rhizodermis genannt. Ein Teil der Zellen wächst zu langen, zarten Wurzelhaaren aus, die zur Aufnahme von Wasser und Nährsalzen in die feinen Zwischenräume zwischen den Bodenpartikeln eindringen (Abb. **35**c). Dies kann naturgemäß erst dann geschehen, wenn das Längenwachstum der Wurzel aufgehört oder zumindest sich stark verlangsamt hat; die Haare bilden sich daher ziemlich weit hinter dem Vegetationspunkt. Dagegen sind die dafür bestimmten Zellen, die Trichoblasten, oft schon frühzeitig als solche erkennbar (Abb. **35**a, b). Die Wurzelhaare sind nur eine begrenzte Zeit funktionsfähig; danach wird meist die ganze Epidermis abgestoßen und die Schutzfunktion von der darunterliegenden, gewöhnlich durch verdickte und cutinisierte Zellwände ausgezeichneten Exodermis übernommen (Abb. **34**c).

Die sich aus dem Periblem entwickelnde Rinde besteht, abgesehen von ihren Grenzschichten, aus einem parenchymatischen Gewebe, das oft zur Speicherung von Reservestoffen dient (Abb. **34**a, b, **36**a). Die innerste Schicht wird zur Endodermis, die sich durch Einlagerung von suberinartigen Substanzen in die Radialwände, die Casparyschen Streifen, auszeichnet und in der später vielfach, besonders bei Mono-

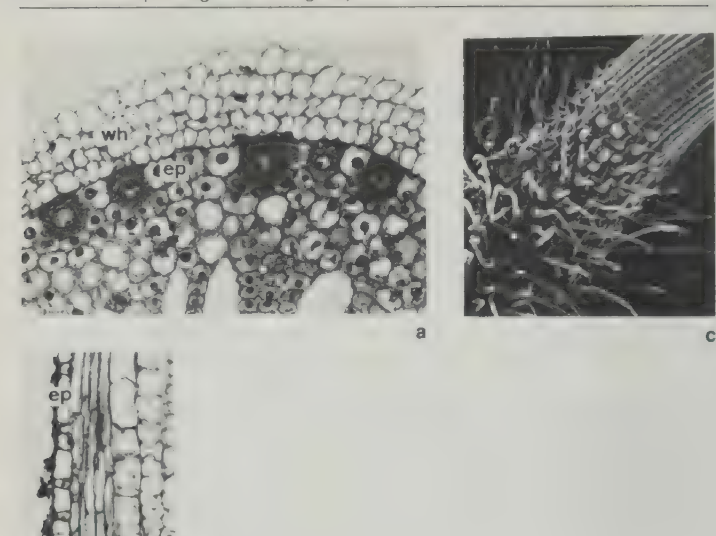
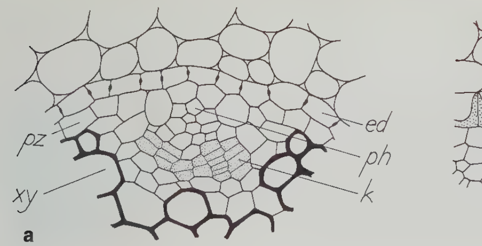


Abb. 35 **a)** *Stratiotes aloides*. Querschnitt durch die Wurzelspitze. 120 : 1. **b)** *Eriophorum vaginatum*. Teil eines Längsschnittes durch die Wurzelspitze, Kurzzellen-Trichoblasten. 140 : 1. **c)** *Papaver somniferum*. Teil einer jungen Wurzel mit sich entwickelnden Wurzelhaaren. 40 : 1. – ep = Epidermis mit Trichbolasten, wh = Wurzelhaube (c Aufn. Jauch)

kotylen, die Innen- und Radialwände stark verdickt werden (Abb. **36**b).

Bei der Entwicklung des Zentralzylinders fällt auf, daß sich zuerst die zukünftigen Metaxylemzellen differenzieren und oft schon unmittelbar hinter dem Scheitel des Vegetationspunktes durch ihre Größe hervortreten (Abb. **33**b, d). Es zeigt sich daran auch, daß die am Vegetationspunkt entspringenden Zellreihen von vornherein determiniert sind, jeweils ganz bestimmte Zellelemente des Zentralzylinders zu liefern. Dagegen geht die Reifung der Metaxylemzellen sehr langsam vor sich, so daß sie von den Protoxylem- und Protophloem-Elementen überholt werden. Diese entwickeln sich in mehreren bis vielen miteinander abwechselnden Gruppen im peripheren Bereich des Zentralzylinders; es kommt hier also nicht zur Bildung kollateraler Leitbündel wie im Sproß (Abb. **34**a, b). Die zuerst fertig ausgebildeten Tracheiden oder Tracheen und Siebröhren liegen an der Außenseite der Xylem- und Phloemgruppen, von der Endodermis meist durch ein





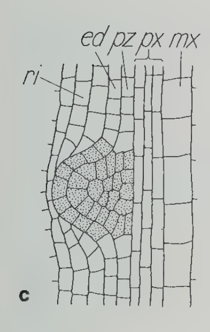


Abb. 36 **a, b)** Teile von Querschnitten durch ältere Wurzeln. a. *Caltha palustris.* Entstehung des Kambiums. 230 : 1. b. *Sisyrinchium striatum.* Verdickte Endodermiswände. 180 : 1. **c)** *Eichornia crassipes.* Teil eines Längsschnittes durch die Wurzelspitze, Bildung einer Seitenwurzel (bei dieser Art unter Beteiligung der zukünftigen Endodermis der Hauptwurzel). 240 : 1. – ed = Endodermis, k = Kambium, mx = Metaxylem, ph = Phloem, px = Protoxylem, pz = Perizykel, ri = Rinde, xy = Xylem.

oder zwei undifferenzierte Zellschichten, den Perizykel, getrennt. Danach schreitet die Reifung der Leitelemente von der Peripherie zum Zentrum hin fort, wobei die an Größe zunehmenden Gefäße des Metaxylems in radialen Gruppen, den Xylemstrahlen, angeordnet sind, die im Zentrum zusammenstoßen oder durch Sklerenchym miteinander verbunden sein können.

Wie die Wurzelhaare können auch die Seitenwurzeln erst nach Beendigung des Längenwachstums in der Hauptwurzel hervortreten. Zu diesem Zeitpunkt sind die Rindengewebe einschließlich der Endodermis und Epidermis bereits ausdifferenziert; die neuen Vegetationspunkte entstehen daher endogen, d. h. im Innern der Wurzel, und zwar im noch halbmeristematischen Perizykel. Unter periklinen Teilungen bilden sich die Initialengruppen der Wurzelhaube, des Periblems und des Pleroms der Seitenwurzel heraus; diese durchbricht darauf die Rindenschichten. Die Wurzeln der Wasserpflanzen sind häufig wenig oder gar nicht verzweigt; sofern aber Seitenwurzeln ausgebildet werden, können diese frühzeitig auswachsen, da sie durch das Längenwachstum der Hauptwurzel nicht gestört werden. Es kann sich dann auch die innerste Periblemschicht, d. h. die noch unentwik-

kelte Endodermis, am Aufbau des neuen Wurzelvegetationspunktes beteiligen (Abb. **36**c).

Adventivwurzeln entstehen vorzugsweise an den Knoten der Sproßachse; sie werden, wie normale Seitenwurzeln, in der dem Perizykel vergleichbaren Gewebezone unmittelbar außerhalb des Leitgewebes in den inneren Rindenteilen der Sproßachse angelegt. Adventivwurzeln sind in besonderem Maße für Monokotylen kennzeichnend, da deren Primärwurzel meist nur schwach entwickelt ist oder ganz rudimentär bleibt; daneben kommen sie aber auch bei vielen Dikotylen mit niederliegenden Sproßachsen, im Boden wachsenden Rhizomen u. a. vor (Abb. **91**a, **112**g).

In vielen Dikotylenwurzeln findet ein der Sproßachse entsprechendes sekundäres Dickenwachstum statt. Das Kambium entsteht zunächst aus dem Parenchym an der Innenseite der Phloemgruppen, zwischen diesen und den Xylemstrahlen (Abb. **36**a), später auch aus dem Perizykel an der Außenseite der Xylemteile, so daß es eine geschlossene, geschwungene Linie bildet. Durch verstärkte Tätigkeit in den nach innen vorspringenden Buchten nimmt es jedoch bald eine im Querschnitt kreisförmige Gestalt an und bringt nach außen sekundäres Phloem, nach innen sekundäres Xylem hervor. Diese sekundären Gewebe gleichen denen der Sproßachse weitgehend, und da anhaltendes sekundäres Dickenwachstum schließlich auch die Bildung peripherer Korkkambien notwendig macht, sind ältere Wurzeln nur noch an den zentralen primären Gewebeteilen von den Sproßachsen zu unterscheiden.

Metamorphosen

Unter den Nebenfunktionen der Wurzeln ist vor allem die Speicherung von Reservestoffen zu nennen, die besonders bei vielen zwei- und mehrjährigen krautigen Pflanzen zur starken Verdickung in Form von Rüben oder Wurzelknollen führt. Bei Kletterpflanzen und Epiphyten kommen Wurzeln vor, die nur noch der Befestigung am Substrat dienen, z. B. die kurzen Haftwurzeln des Efeus, die in großer Zahl adventiv an der Sproßachse, und zwar auch an den Internodien, entstehen, und die Wurzeln vieler Bromeliaceen, bei denen Wasser und Nährstoffe von den Blättern aufgenommen werden (S. 59). Die dem Licht exponierten Wurzeln epiphytischer Orchideen enthalten Chlorophyll, und bei einigen Arten findet die Photosynthese überwiegend dort statt, während die Blattorgane stark reduziert sind. Zur Stützung dienen die auffälligen, weit bogig ausladenden Adventivwurzeln bei *Rhizophora* (Abb. **101**a), einer im Schlick der Gezeitenzone wachsenden Mangrovepflanze. Bei *Avicennia*, einer anderen Mangroveart, entspringen den horizontal im Schlamm kriechenden Wurzeln

besondere an die Oberfläche dringende Atemwurzeln, die der Versorgung mit Sauerstoff dienen.

Literatur (s. auch Der Kormus und Der vegetative Sproß, S. 4f.)

Clowes, F. A. L. 1961: Apical meristems. – Oxford.

Guttenberg, H. 1964: Die Entwicklung der Wurzel. – Phytomorphology 14: 265–287. – 1968: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. – Handb. Pfl. Anat. VIII. 5. – Berlin, Stuttgart. – 1960: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. – Handb. Pfl. Anat. VIII. 3. – Berlin.

Die Blütenregion

Der Blütenstand

Der Übergang des vegetativen Sprosses in die reproduktive, blütenbildende Region, den Blütenstand oder die Infloreszenz, erfolgt in vielen Fällen allmählich, oftmals aber auch sprunghaft. Tiefgreifende Veränderungen am Vegetationspunkt sind damit nicht verbunden (Abb. **37**). Es werden weiterhin Blattorgane und in ihren Achseln Seitentriebe gebildet; oft kann man aber beobachten, daß der Vegetationspunkt sein Wachstum relativ zu den Blattprimordien beschleunigt. Diese werden eventuell in schnellerer Folge angelegt, übergipfeln den Sproßscheitel aber erst spät oder gar nicht mehr. Damit im Zusammenhang kann die Zone erhöhter meristematischer Aktivität vom Flankenmeristem auf den Scheitel übergreifen, so daß eine zentrale Gruppe größerer, plasmaärmerer Zellen (S. 5f.) nicht mehr zu beobachten ist. Mit der Verlangsamung des Blattwachstums macht sich meistens eine Tendenz zur Reduktion und Vereinfachung vor allem des Oberblattes und oft zur Förderung des Unterblattes, d. h. zur Hervorbringung von Hochblättern (S. 54) bemerkbar (Abb. **19**). Vielfach ist mit der veränderten Größenrelation Blattprimordium/Vegetationspunkt auch ein Wechsel in der Blattstellung verbunden. Im Gegensatz zu den Blättern wird die Anlegung und Ausgliederung der Achseltriebe meistens beschleunigt, und eventuell erscheinen diese sogar zuerst (Abb. **37**b, c); sie können daher anstelle der Phyllome einen Teil des Vegetationspunktes „aufbrauchen“ (im abgebildeten Beispiel verschwindet der Vegetationspunkt der Hauptachse bei der Bildung zweier Teilinfloreszenzen sogar vollständig). Manchmal werden auch überhaupt keine Blätter ausgegliedert, zum Beispiel kommt es bei Cruciferen und Gramineen (Abb. **110**b) in der Regel nur zu einer schwachen Wulstbildung.

Im einfachsten Fall gehen die Seitensprosse sofort zur Blütenbildung über, während der Vegetationspunkt der Hauptachse noch weitere

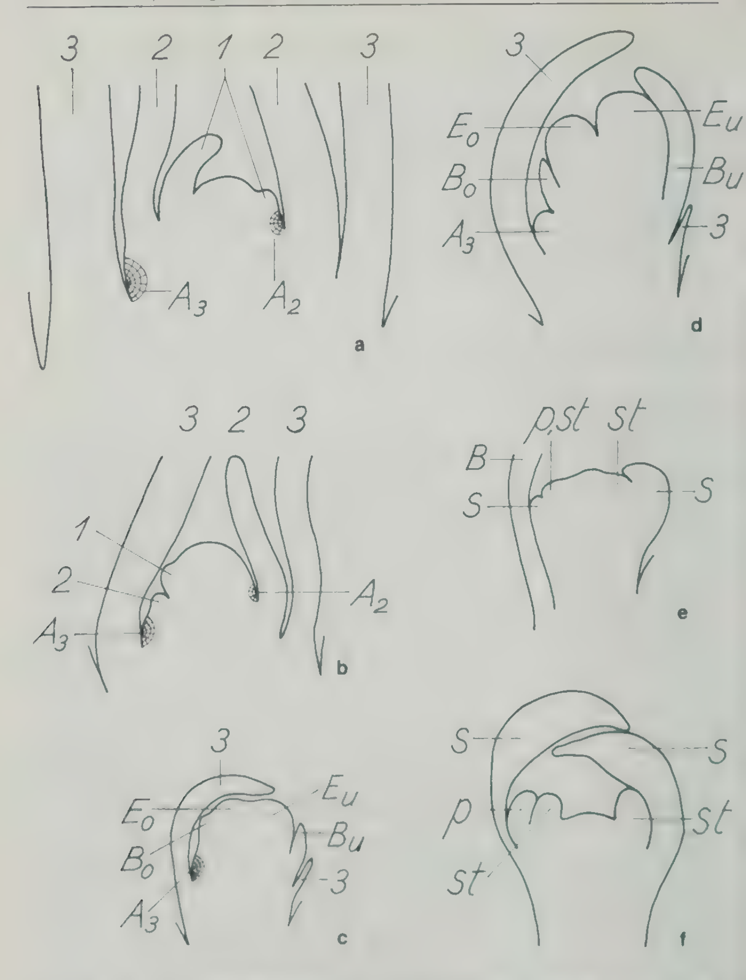


Abb. 37 *Gibasis geniculata*. Übergang des Vegetationskegels von der vegetativen in die reproduktive Phase. Die Numerierung der stengelumfassenden Blätter beginnt jeweils mit dem jüngsten Primordium. **a)** Laubsproß. **b)** Übergang zur Infloreszenzbildung. **c)** Anlegung zweier seitlicher Blütenvegetationspunkte (scheinbare Dichotomie). **d)** Junge, noch ungegliederte Blütenprimordien. **e)** Einzelnes Blütenprimordium, Anlegung der Kron- und Staubblätter (vgl. Abb. 41a). **f)** Junge Blüte vor Ausgliederung der Karpelle (vgl. Abb. 41b). – A_2, A_3 = Achseltriebe der Blätter 2 und 3, B_o = Tragblatt der oberen, B_u = Tragblatt der unteren Seitenblüte, E_o = obere, E_u = untere Seitenblüte (erste Glieder zweier Wickel), p = Petalum, s = Sepalum, st = Staubblatt.

Blätter und Seitenachsen hervorbringt, bis er sich schließlich erschöpft; es entsteht so eine Traube (Abb. **38**a). Die Seitenblüten entwickeln sich meistens der Anlegungsfolge entsprechend, so daß sie auch von unten nach oben aufblühen. Beispiele hierfür findet man bei Leguminosen, Cruciferen, Orchideen u. a. Es kann aber auch der Hauptvegetationspunkt selbst mit der Bildung einer Blüte seine Entwicklung abschließen, wie das z. B. bei *Berberis vulgaris* der Fall ist. Solche Endblüten eilen oft den Seitenblüten in der Entwicklung mehr

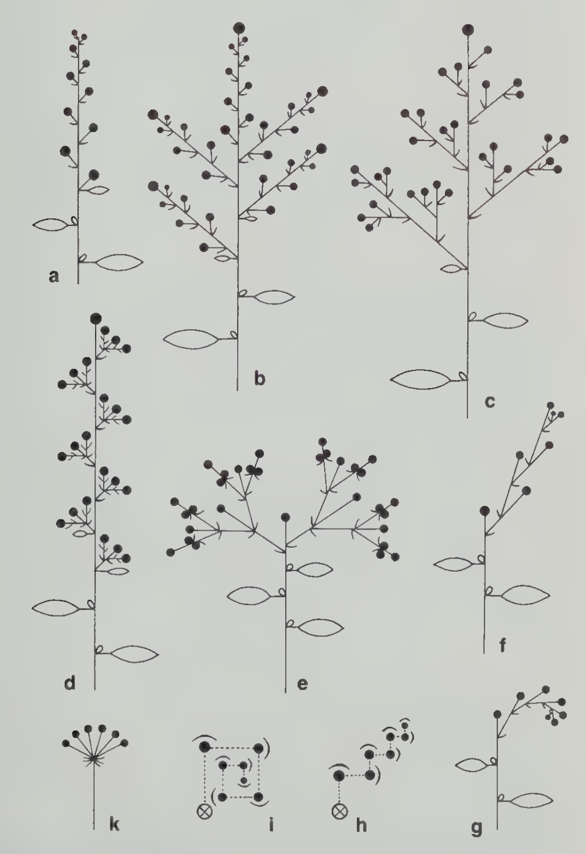


Abb. 38 Blütenstände, schematisch. **a)** Traube. **b)** Zusammengesetzte Traube. **c)** Rispe. **d)** Thyrsus. **e)** Dichasium. **f–i)** Monochasien: Fächel und Sichel; Wickel und Schraubel im Grundriß. **k)** Dolde (Pleiochasium).

oder weniger weit voraus und blühen entsprechend vorzeitig auf. Auch Änderungen in der Aufblühfolge der Seitenblüten können damit verbunden sein.

Bringen die unteren Seitenachsen einer Traube nicht unmittelbar Blüten, sondern selbst wieder Trauben hervor, so ergibt sich eine zusammengesetzte Traube (Abb. **38**b). Es können sich aber die Seitenachsen verschieden verhalten, indem die untersten am stärksten entwickelt sind und zu weiterer Verzweigung neigen. Jeweils zur Spitze der Seitenachse und zum oberen Ende der Infloreszenz nimmt diese Tendenz kontinuierlich ab. Man spricht hier von einer Rispe (Abb. **38**c). Wie in der Traube können Hauptachse und Seitenachsen Endblüten ausbilden oder bis zur allmählichen Erschöpfung fortwachsen.

Trauben, Rispen und andere ähnliche, von diesen ableitbare Blütenstände werden racemöse Infloreszenzen genannt. Für sie ist charakteristisch, daß die Hauptachse dominiert und eine größere, nicht genau festgelegte Zahl von blütenbildenden Seitenachsen hervorbringt. Ihnen stehen die cymösen Infloreszenzen gegenüber, deren Hauptachse bereits nach Anlegung von nur ein oder zwei, selten mehr blütentragenden Seitenachsen mit einer Endblüte abschließt oder manchmal auch ohne eine solche verkümmert. Die Seitenachsen verhalten sich ebenso, und dieser Verzweigungsmodus kann sich vielmals wiederholen, so daß sympodial aufgebaute Blütenstände entstehen, in denen jeweils die Seitenachsen mit ihren weiteren Verzweigungen stärker entwickelt sind als die relative Hauptachse, von der sie abstammen.

Besitzt jedes Sproßglied einer cymösen Infloreszenz nur jeweils ein Phyllom unterhalb der Blüte, das als Vorblatt aufgefaßt werden kann, das aber zugleich das Tragblatt für die Seitenachse nächsthöherer Ordnung darstellt, so ergibt sich ein Monochasium (Abb. **38**f–i). Häufig setzt dabei die Seitenachse scheinbar die Abstammungsachse fort, indem sie deren Endblüte zur Seite drängt und so eine kontinuierliche Achse vortäuscht. Je nach dem Winkel, den die aufeinanderfolgenden Verzweigungsebenen bilden, ergeben sich verschiedene Modifikationen, die als Fächel (180°), Sichel (0°), Schraubel (90° mit gleichbleibendem Drehsinn) und Wickel (90° mit wechselndem Drehsinn) unterschieden werden. Es gibt jedoch zahlreiche Zwischenstufen mit Winkeln zwischen 90° und 180° (bzw. 0°), so daß eine sichere Zuordnung vielfach nicht möglich ist. Ein bekanntes Beispiel für monochasiale Blütenstände sind die Wickel der Boraginaceen, die, analog einer Traube, von unten nach oben aufblühen, wobei die jüngeren, noch nicht entfalteten Sympodialglieder schneckenförmig eingerollt sind (Abb. **104**l). Dichasien bilden in jedem Sproßglied zwei Vorblätter mit ihren Seitenachsen aus, wodurch der Eindruck einer gabeligen Verzweigung entsteht (Abb. **38**e). Meistens wird jedoch

früher oder später jeweils eine der beiden Seitenachsen reduziert, so daß ein Übergang zur monochasialen Verzweigung stattfindet. In besonderem Maße gilt das für Pleiochasien, deren Hauptachse mehr als zwei blütentragende Seitenachsen anlegt; diese gehen oft schon bei der ersten weiteren Verzweigung in Dichasien und später in Monochasien über.

Racemöse und cymöse Blütenstände sind nicht scharf voneinander zu trennen, vielmehr kommen zahlreiche Zwischenformen vor. Es kann eine verlängerte Hauptachse zahlreiche Seitenachsen ausbilden, die sich cymös weiterverzweigen, zum Beispiel als Monochasien bei vielen Commelinaceen, als Dichasien bei manchen Caryophyllaceen; ein derartiger Blütenstand wird Thyrsus genannt (Abb. **38**d). Wenn jedoch die Zahl der Seitenachsen eines Thyrsus auf zwei oder eine vermindert wird, so geht er in eine rein cymöse Infloreszenz über (z. B. *Tradescantia* bei den Commelinaceen). Vermindert sich dagegen die Zahl der Sympodialglieder an den Seitenachsen und werden diese schließlich bis auf eine Einzelblüte reduziert, dann ergibt sich wieder eine Traube.

Die Mannigfaltigkeit der Blütenstände wird dadurch erhöht, daß ungestreckt bleibende Internodien das äußere Erscheinungsbild erheblich verändern können. Gut definiert sind einige Sonderformen der Traube, die bei ungestielt an der Hauptachse sitzenden Seitenblüten zur Ähre wird (Abb. **106**n, **108**n, **110**f), bei gestielten Blüten und nicht gestreckten Internodien der Hauptachse eine Dolde darstellt (Abb. **38**k, **102**a, b). Allerdings leiten Dolden mit relativ kleiner und eventuell fixierter Zahl von Seitenachsen zum Pleiochasium über. Als Kätzchen bezeichnet man dichte, walzliche, meist hängende und nahezu gleichzeitig aufblühende Infloreszenzen mit kleinen, unscheinbaren Einzelblüten (Abb. **86**a, b, **95**n). Häufig werden aber für zusammengedrängte oder kompakte Blütenstände auch ungenaue, nur den oberflächlichen Eindruck wiedergebende Begriffe, wie Köpfchen (Abb. **89**l, t), Knäuel, Kolben (Abb. **110**n) Scheinquirl (Abb. **105**r) usw., verwendet, die nichts über die zugrundeliegenden Verzweigungsverhältnisse aussagen.

Zu beachten ist, daß die Infloreszenz keine wohldefinierte Einheit darstellt, die stets deutlich gegen den vegetativen „Unterbau" abgegrenzt und bei allen Pflanzen als gleichwertiger Bestandteil wiedergefunden werden könnte. *Tulipa* und verwandte Gattungen (Abb. **112**a), *Paris, Anemone*-Arten sind Beispiele dafür, daß ein Trieb nach Ausbildung der Laubblätter ohne Zwischenschaltung von Hochblättern und ohne Verzweigung mit einer einzelnen Endblüte abschließen kann. Vielfach kommen auch niederliegende oder kletternde Sproßsysteme vor, die fortgesetzt Laubblätter, zugleich aber von den ersten Sproßgliedern an einzeln stehende Blüten hervorbringen, so z. B. bei

Veronica- und *Kickxia*-Arten mit blattachselständigen Einzelblüten (Abb. **39**c), bei vielen Aizoaceen dagegen als sympodial verkettete Sproßglieder, die jeweils mit einer Endblüte abschließen. Solche Bildungen heißen Anthokladien. Grundsätzliche Unterschiede gegenüber gewöhnlichen Blütenständen bestehen jedoch nicht, vielmehr sind Anthokladien durch zahlreiche Zwischenstufen mit den deutlich gegen die Laubblattregion abgrenzbaren Infloreszenzen verbunden, wie zum Beispiel anschaulich durch die Gattung *Veronica* demonstriert wird (Abb. **39**).

Vielfach ist auch eine Einteilung in monotele und polytele Infloreszenzen üblich; sie deckt sich zum Teil mit der Unterscheidung von cymösen und racemösen Blütenständen, doch steht das Vorhandensein oder Fehlen von Endblüten im Vordergrund. Die damit verbundene Auffassung, daß zwei klar getrennte Grundtypen vorliegen, läßt sich jedoch nur mit einer Reihe von Hilfsannahmen aufrechterhalten, da unbegrenzt wachsende Infloreszenzachsen in vielen Fällen leicht zur Bildung von Endblüten übergehen und umgekehrt; gelegentlich kommt sogar beides an einem Individuum vor (z. B. *Phytolacca, Aesculus)*.

Infloreszenzen mit dichtgedrängt stehenden Einzelblüten neigen häufig dazu, insgesamt die Erscheinung einer einfachen Blüte anzunehmen. Dies kommt meist dadurch zustande, daß besonders differenzierte Blüten, Hochblätter oder beides am Rande der Infloreszenzen sich von den unscheinbaren, oft stark reduzierten inneren Blüten abheben und eine den Sepalen und Petalen entsprechende Funktion übernehmen. Solche Blütenstände werden Pseudanthien genannt, ihre oft kelchartig erscheinenden Hochblätter bilden das Involucrum. Sehr konstant treten Pseudanthien bei den Compositen auf (Abb. **107**a,

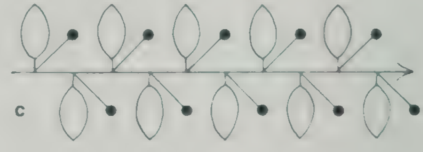




Abb 39 Blütenstände in der Gattung *Veronica*, schematisch **a)** *V spicata* Traube **b)** *V. serpyllifolia* Übergang zum Anthokladium **c)** *V hederaefolia* Niederliegendes Anthokladium

q–s), sie kommen aber auch in vielen anderen Verwandtschaftsgruppen vor (Abb. **72**m, **92**x, **102**b, g). In einem weiteren Sinne wird der Begriff des Pseudanthiums auf alle Blütenstände angewendet, in denen mehrere oder viele Blüten zu einer Einheit zusammengefaßt sind, auch wenn nicht der Eindruck einer Einzelblüte entsteht (Abb. **92**n, o).

Literatur

Charles-Edwards, D. A. et al. 1979: A model of flowering in *Chryanthemum*. Ann. Bot. 44: 557–566.

Dale, J. E., Wilson, R. G. 1979: The effects of photoperiod and mineral nutrient supply on growth and primordia production at the stem apex of barley seedling. – Ann. of Bot. 44: 537–546.

Emberger, L. 1964: L'inflorescence vue sous l'angle dynamique et phylogénétique. – Mém. Soc. bot. France 1964: 9–16.

Froebe, H. A. 1980: Randmusterbildung und Synorganisation bei strahlenden Apiaceendolden. – Pl. Syst. Evol. 133: 223–237.

Froebe, H. A., Ulrich, G. 1978: Pseudanthien bei Umbelliferen. – Beitr. Biol. Pfl. 54: 175–206.

Goebel, K. 1931: Blütenbildung und Sproßgestaltung. Anthokladien und Infloreszenzen. – Jena.

Günther, K.-F. 1975: Beiträge zur Morphologie und Verbreitung der *Papaveraceae*. 1. Infloreszenzmorphologie der *Papaveraceae*, Wuchsformen der *Chelidonieae*. – Flora 164: 185–234.

Hagemann, W. 1963: Weitere Untersuchungen zur Organisation des Sproßscheitelmeristems; der Vegetationspunkt traubiger Infloreszenzen. – Bot. Jahrb. Syst. 82: 273–315.

Horridge, J. S., Cockshull, K. E. 1979: Size of the *Chrysanthemum* shoot apex in relation to inflorescence initiation and development. – Ann. Bot. 44: 547–556.

Nozeran, R. 1955: Contribution à l'étude de quelques structures florales. – Ann. Sci. Nat. Bot. 11. sér. 16: 1–224.

Orr, A. R. 1978: Inflorescence development in *Brassica campestris*. – Amer. J. Bot. 65: 466–470.

Philipson, W. R. 1946, 1947: Studies in the development of the inflorescence I, II. – Ann. Bot. 10: 257–270, 11: 285–297.

Rohweder, O., Treu-Koene, Elisabeth 1971: Bau und morphologische Bedeutung der Infloreszenzen von *Houttuynia cordata* (*Saururaceae*). – Viertelj. schr. Naturf. Ges. Zürich 116: 195–212.

Sell, Y. 1976: Tendences évolutives parmi les complexes inflorescentiels. – Rev. gén. Bot. 83: 247–267.

Staufer, H. U. 1963: Gestaltwandel bei Blütenständen von Dicotyledonen. – Bot. Jahrb. Syst. 82: 216–251.

Troll, W. 1964, 1969: Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. – Stuttgart.

Tucker, Shirley 1979: Ontogeny of the inflorescence of *Saururus cernuus*. – Amer. J. Bot. 66: 227–236.

Weberling, F. 1981: Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart.

Wee, Y. C., Rao, A. N. 1979: Development of the inflorescence and „crown" of *Ananas comosus* after treatment with acetylene, NAA, and Ethephon. – Amer. J. Bot. 66: 351–360.

Die Blüte

Literatur

Carlquist, S. 1970: Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. – Phytomorphology 19: 332–362.

Eames, A. J. 1931: The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. – Amer. J. Bot. 18: 147–188.

Kaussmann, B. 1941: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blüten- und Staubblätter. – Bot. Archiv 42: 503–572.
Payer, J. 1857: Traité d'organogénie de la fleur. – Paris.
Sattler, R. 1973: Organogenesis of flowers. – Toronto.
Sattler, R. 1978: „Fusion" and „continuity" in floral morphology. – Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 36: 397–405.
Troll, W. 1928: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. – Berlin.

Blütendiagramme und Blütenformeln

Blüten sind komplizierte, meist aus mehreren verschiedenartigen Organen zusammengesetzte Gebilde. Für die übersichtliche Darstellung einer ganzen Reihe wichtiger Merkmale leisten Blütendiagramme sehr gute Dienste und werden auch zur Veranschaulichung in den folgenden Kapiteln wiederholt herangezogen. Blütendiagramme stellen schematisierte ideale Querschnitte durch die Blüte oder die blühreife Knospe dar, in denen die verschiedenen Organe durch einfache Figuren symbolisiert werden. Für die Art der benutzten Signaturen gibt es eine gewisse Tradition, aber keine festen Regeln, doch macht das richtige Verständnis meistens keine Schwierigkeiten. In den hier verwendeten Diagrammen sind sepaloide Blütenorgane allgemein schwarz gehalten, ebenso extraflorale Phyllome, wie Trag- und Vorblätter, die außerdem durch einen Kiel an der Unter- bzw. Außenseite gekennzeichnet sind. Für petaloide Perianthblätter wie auch für die übrigen Blütenorgane werden unausgefüllte Umrißlinien verwendet (Abb. **40**).

In besonderem Maße eignen sich Blütendiagramme, um die Stellung der Organe und Organgruppen und damit die Symmetrieverhältnisse in der Blüte wiederzugeben. Eine wichtige Rolle in der Blütensymmetrie spielt die Medianebene, die bei blattachselständigen Seitenblüten durch die Hauptachse und die Mitte des Tragblattes bestimmt wird; senkrecht dazu liegt die Transversalebene (Abb. **40**a). Weiter können Verwachsungen zwischen den Organen und, bis zu einem gewissen Grade, auch auffällige gestaltliche Eigenschaften sowie der Bau des Gynoeciums (Fächerung, Plazentation usw.) ausgedrückt werden.

In vielen Fällen stimmen die Blütendiagramme der zu einer Gattung gehörigen Arten überein, und manchmal sind sie sogar in einer ganzen Familie nahezu einheitlich, so u. a. bei Cruciferen (Abb. **76**a), Umbelliferen (Abb. **102**c), Gramineen (Abb. **109**m) oder Orchideen (Abb. **113**f). Ist die Variabilität größer, so lassen sich doch vielfach allgemeine theoretische Diagramme konstruieren, von denen sich die verschiedenen Sonderfälle ableiten lassen. Handelt es sich bei diesen um Reduktion oder Verlust einzelner Organe, dann wird das oftmals durch Kreuze, Punkte oder gestrichelte Linien ausgedrückt.

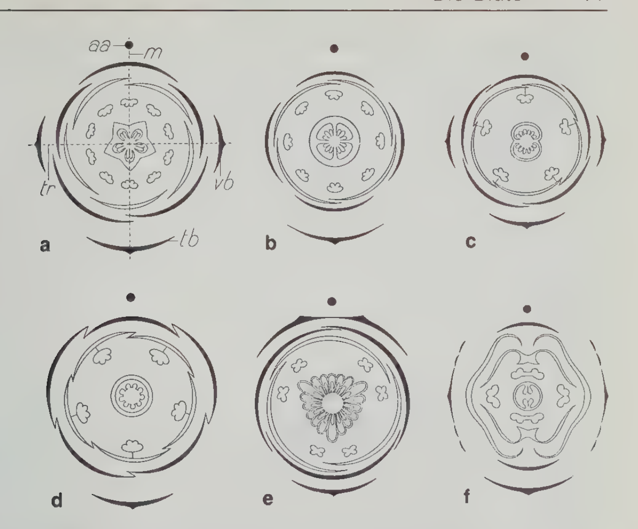


Abb. 40 Blütendiagramme. **a)** *Geranium.* Quincunciale Deckung im Kelch, kontorte Dekkung in der Blütenkrone: synkarpes Gynoecium, zentralwinkelständige Placenta. **b)** *Epilobium.* Klappige Knospendeckung im Kelch. **c)** *Verbascum.* Sympetalie, Staubblätter mit der Blütenkrone verwachsen, massige Plazenta. **d)** *Primula acaulis.* Freie Zentralplacenta. **e)** *Alisma plantago.-aquatica.* Adossiertes zweikieliges Vorblatt; polymeres, apokarpes Gynoecium. **f)** *Hypecoum procumbens.* Perianth dekussiert, parietale Placenta. – aa = Abstammungsachse, m = Medianebene, tb = Tragblatt, tr = Transversalebene, vb = Vorblatt. (a–d, f nach Eichler, e nach Buchenau).

Wesentlich geringer ist der Informationsgehalt von Blütenformeln, die aber gleichwohl für eine rasche Orientierung nützlich sein können. Für die verschiedenen Organe benutzt man meistens die folgenden Abkürzungen:

K = Kelch (Kalyx) A = Androecium
C = Blütenkrone (Corolle) G = Gynoecium
P = Perigon

Ihnen wird jeweils die Zahl der vorhandenen Glieder angefügt; für eine größere, unbestimmte Zahl verwendet man das Zeichen für „unendlich" ∞. Einige weitere Daten können hinzugefügt werden. Sind die Organe eines Blütenkreises (S. 78) miteinander verwachsen, so setzt man die Zahl in Klammern. Wenn die Organe einer Kategorie in zwei oder mehr Kreisen angeordnet sind, werden die Zahlen getrennt angeführt und durch ein + verbunden. Zur Kennzeichnung rückgebildeter Organe kann der Zahl ein ° zugefügt werden. Oberständigkeit drückt man durch einen Strich unter der Zahl, Unterständig-

keit (S. 117) durch einen Strich darüber aus. Für einige bekannte Taxa ergeben sich danach folgende (verallgemeinerte) Formeln:

Ranunculus	K 5 C 5 A ∞ G $\underline{\infty}$
Cruciferae	K 2+2 C 4 A 2+4 G $(\underline{2})$
Labiatae	K (5) C (5) A 4 G $(\underline{2})$
Umbelliferae	K 5° C 5 A 5 G $(\overline{2})$
Liliaceae	P 3+3 A 3+3 G $(\underline{3})$

Literatur

Eichler, A. W. 1875/78: Blüthendiagramme. – Leipzig.

Der Blütenvegetationskegel

Wenn eine Haupt- oder Seitenachse der Infloreszenz dazu übergeht, Blütenorgane hervorzubringen, können damit wieder gewisse Veränderungen am Vegetationspunkt verbunden sein. Dieser kann schlanker oder auch breiter werden, und manchmal wölbt er sich in bestimmten Phasen stark auf, bevor die Blütenphyllome in rascher Folge und ohne deutlichen Plastochronformwechsel ausgegliedert werden. In diesem letzten Fall greift gewöhnlich auch die Zone größter Aktivität – sofern dies nicht bereits früher geschehen ist (S. 69) – von der Flanke auf den Scheitel über (Abb. **51**c). Vielfach ändert sich die Blattstellung, manchmal verringert sich die Zahl der Tunicaschichten, oder es beginnen die üblicherweise spitzenwärts konvergierenden Zellreihen des Corpus zu divergieren (Abb. **41**a); häufiger als bei Laubblättern (S. 10) scheint es vor allem bei Staubblättern vorzukommen, daß keine periklinen Zellteilungen in der zweiten Tunicaschicht auftreten, während sich das Primordium vorwölbt.

Charakteristisch ist weiter, daß die Bildung von Internodien in der Blüte nur selten und dann normalerweise nur zwischen den verschiedenen Organgruppen zu beobachten ist. Im allgemeinen stehen daher alle Blütenteile dichtgedrängt an einer verkürzten Achse (Abb. **1**b). Setzen sich Kelch, Blütenkrone, Androecium und Gynoecium nur jeweils aus weniger Gliedern zusammen, so stehen diese mehr oder weniger deutlich wirtelig; man spricht daher auch von Blütenkreisen oder -zyklen bzw. von zyklischen Blüten. In „vollständigen" Blüten sind demnach mindestens 4 Kreise vorhanden, die Blüten sind tetrazyklisch (Abb. **40**c, d). Werden dagegen viele Organe ausgebildet, dann kann die Blütenachse doch eine gewisse Länge erreichen und die Glieder der Organgruppen sind oftmals deutlich spiralig angeordnet (Abb. **51**a, c, **68**a). Schließlich gilt, wie schon eingangs gesagt wurde, allgemein, daß Seitentriebe, die bei den Hochblättern oft noch eine

sehr wichtige Rolle spielen, in den Achseln der Blütenorgane nicht angelegt werden, auch nicht in rudimentärer Form.

Es muß besonders hervorgehoben werden, daß allein die fehlenden Achselsprosse ein konstantes Merkmal des Blütenvegetationskegels sind; es kann daher durchaus ein vegetativer Sproßscheitel ohne erkennbare Veränderung in die Phase der Blütenbildung eintreten, insbesondere bleiben häufig die Tunicaschichten wie auch das wenig aktive Initialfeld bis zur Karpellbildung erhalten (Abb. **41**b, **48**d), und sehr häufig werden die Blütenorgane einschließlich der Staubblätter unter periklinen Teilungen in der inneren Tunicaschicht ausgegliedert.

Literatur

Barnard, C. 1957: Floral histogenesis in the Monocotyledons. – Austral. J. Bot. 5: 1–20, 115–128.

Bersillon, G. 1955: Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. – Ann. Sci. Nat. Bot. 16: 225–447.

Boke, N. H. 1947: Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea*. – Amer. J. Bot. 34: 433–439.

Buvat, R. 1952: Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. Ann. Sci. Nat. Bot. 11. sér. 13: 199–300.

Gregoire, V. 1938: La morphogénèse et l'anatomie morphologique de l'appareil floral. I. Le Carpelle. – Cellule 47: 287–452.

Huber, K. A. 1980: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradoxa* (*Nolanaceae*). – Diss. Bot. 55. – Vaduz.

Loiseau, J.-E. 1959: Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. – Ann. Sci. Nat. Bot. 20: 1–214.

Plantefol, L. 1949: L'ontogénie de la fleur. Fondements d'une théorie florale nouvelle. – Paris.

Poux, Nicole 1958: Comportement du méristème apical de deux variétées de blé, Triticum sativum, l'une de printemps, l'autre d'automne, semées simultanément au printemps. – Rev. Cytol. Biol. Végét. 19: 273–305.

Rohweder, O. 1963: Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 82: 1–99.

Tepfer, S. S. 1953: Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa var. truncata* and *Ranunculus repens*. – Univ. Calif. Publ. Bot. 25: 513–648.

Tucker, Shirley 1960: Ontogeny of the floral apex of *Michelia fuscata*. – Amer. J. Bot. 47: 266–277.

Der Kelch

Die Anlegung der ersten Blütenphyllome, der Sepalen, erfolgt meistens wie bei Laub- und Hochblättern, d. h. spiralig in zwar kurzen, aber noch deutlich erkennbaren zeitlichen Abständen oder in aufeinanderfolgenden Paaren oder Quirlen. Gewöhnlich ist die Zahl der hervorgebrachten Sepalen gering und in vielen Fällen festgelegt: bei den Dikotylen vorwiegend auf 5 oder 4 (Abb. **40**a–d, **42**a, b, d), bei Monokotylen meistens auf 3 oder zweimal 3 (Abb. **40**e, **42**c). Sehr

häufig macht sich die Tendenz bemerkbar, die einzelnen Glieder des Kelches so anzuordnen, daß sie gleichmäßig um den Vegetationspunkt verteilt sind. 5 Sepalen stehen dann in der Regel ungefähr in einer ⅖-Spirale bzw. in Winkelabständen nahe der Limitdivergenz (S. 8), 3 entsprechend in einer mehr oder weniger deutlichen ⅓-Spirale (Abb. **40**a, e) oder in einem Quirl mit Abständen von etwa 120°. 4 Sepalen bilden dagegen oft zwei dekussierte Paare (Abb. **85**l), 6 zwei alternierende Dreiergruppen (Abb. **69**m); es kommen aber auch 4zählige Quirle (Abb. **40**b) und andere Anordnungen vor. In manchen Fällen beobachtet man eine abweichende Anlegungsfolge, indem die Ausgliederung von der abaxialen zur adaxialen Seite des Vegetationspunktes oder umgekehrt fortschreitet, z. B. erscheint bei Leguminosen häufig zuerst das vor dem Tragblatt stehende Sepalum, es folgen die beiden seitlichen, und zuletzt werden die schräg zur Achse gewendeten Organe ausgegliedert. Damit verbunden sein kann eine einseitige abaxiale oder adaxiale Förderung des Vegetationspunktes.

Die in die Sepalenbildung einbezogenen Sektoren des Blütenvegetationspunktes sind meistens ziemlich groß, so daß die hervortretenden Organe deutlich seitlich ausgedehnt sind und miteinander Kontakt haben oder sich mit den Rändern überdecken (Abb. **42**c, d). Noch verbreiteter als bei den Hochblättern ist bei den Sepalen ein den Schuppenblättern entsprechendes Wachstumsmuster; sie sind mehrheitlich nicht gegliedert, aber mit einer deutlichen Spitze versehen und sitzen mit breiter Basis der Blütenachse auf (Abb. **43**a). Die Hauptleitbündel, vielfach drei an der Zahl, verlaufen entsprechend parallel oder bogig und konvergieren zur Spitze hin; dazwischen entwickeln sich oftmals netzige kleinere Nerven. Neben diesen als typisch zu bezeichnenden Kelchblättern gibt es auch solche mit mehr spreitenartig entwickeltem Oberblatt, und manchmal kann innerhalb des Kelches der Übergang von laubblattartigen zu mehr schuppenförmigen Phyllomen beobachtet werden (Abb. **43**f–i). Bei vielen Arten wird eine unifaziale Spitze ausgebildet, die als reduziertes Oberblatt angesehen werden kann, und an der Grenze zum bifazialen Unterblatt wächst die Querzone oftmals zu einer ansehnlichen Medianstipel aus. Das Resultat sind Sepalen von kapuzenförmiger Gestalt, wobei der unifaziale Teil wie ein dorsal aufsitzendes Anhängsel erscheinen kann (Abb. **43**c). Bleibt die Spitze unentwickelt, so entstehen fast flache Organe, deren Querzone den Eindruck einer sich verdünnenden Blattspitze erwecken kann (Abb. **43**b, d, e).

Entwickeln sich alle Sepalen bei regelmäßiger Divergenz gleichmäßig, so entsteht ein radiärsymmetrischer oder kurz radiärer Kelch, durch den sich mehr als zwei Symmetrieebenen legen lassen (Abb. **80**o, **101**p). Werden dagegen durch ungleiches Wachstum verschieden große und unterschiedlich geformte Sepalen hervorgebracht oder sind die Abstände zwischen ihnen sehr ungleich, dann bildet meistens die

Mediane die einzige Symmetrieebene, der Kelch ist monosymmetrisch oder zygomorph (Abb. **71**l). Häufig besteht ein enger Zusammenhang zwischen zygomorpher Ausbildung und der beschriebenen abweichenden, von einer zur anderen Seite des Vegetationspunktes fortschreitenden Ausgliederung der Kelchblätter. Andererseits kann aber auch eine anfängliche Monosymmetrie später weitgehend ausgeglichen werden, wie das bei Rhoeadales vielfach vorzukommen scheint.

Das Verhalten der Kelchblätter vor der Öffnung der Blüte bezeichnet man, wie auch bei den Kronblättern, als Aestivation, und zwar spricht man bei nebeneinander liegenden, sich nur berührenden Organen von klappiger oder valvater, bei sich überlappenden Rändern von imbrikater Aestivation. In vielen Fällen kommt darin noch die Anlegungsfolge der Sepalen zum Ausdruck, indem das erste Glied einer Spirale oder der zuerst ausgegliederte Quirl außen, die zuletzt angelegten Teile innen liegen. Bei einer ⅖-Spirale spricht man von quincuncialer (Abb. **40**a), bei zwei oder mehr aufeinanderfolgenden, kreuzweise gegenständigen Paaren von dekussierter Deckung (Abb. **85**l). Überdeckungen der Ränder können aber auch erst nachträglich infolge des Breitenwachstums in den sich entwickelnden Sepalen entstehen. Es muß dann nicht notwendig ein Zusammenhang mit der Reihenfolge der Ausgliederung bestehen; gleichwohl findet man meistens regelmäßige Deckungsverhältnisse, die durch bestimmte Wachstumsvorgänge in den Sepalen zustandekommen. Beispielsweise bewirkt bei Bromeliaceen, Myrsinaceen u. a. die einseitige Förderung jeweils der gleichen Sepalenhälfte eine gedrehte oder kontorte Knospenlage (Abb. **110**o). Oder es werden bei Cruciferen und verwandten Taxa von vier praktisch gleichzeitig angelegten Kelchblättern die beiden medianen durch

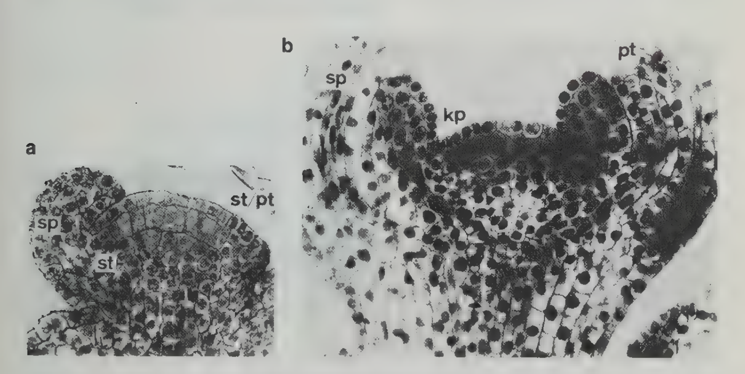


Abb. 41 *Gibasis geniculata.* Blütenvegetationskegel. **a)** Nach Ausgliederung der Sepalen, Initialstadien der Kron- und Staubblätter. **b)** Initialstadien der Karpelle. 230 : 1. – kp = Karpell, pt = Petalum, sp = Sepalum, st = Stamen.

die entsprechende Dehnung des Vegetationskegels nach außen geschoben und umfassen durch nachfolgendes Breitenwachstum später die transversalen Sepalen (Abb. **76**a). Manchmal besteht ein Zusammenhang zwischen der Knospendeckung und der Ausgestaltung der Sepalen. Besonders auffällig ist das bei verschiedenen Rosenarten, wo jeweils an den ungedeckten Rändern eine Fiederbildung auftritt, während die gedeckten Seiten ungeteilt und schmal bleiben (Abb. **44**b). Bei verschiedenen Centrospermen u. a. wird an den gedeckten Rändern die Ausbildung breiter Hautsäume oder buntfarbiger Teile gefördert.

Kongenitale Verwachsungen sind im Kelch wie auch in den übrigen Blütenteilen eine ziemlich häufige Erscheinung. Wie bei gegenständigen oder quirligen Laubblättern werden meist die einzelnen Glieder zunächst getrennt angelegt; erst später erfolgt eine Meristemfusion, d. h., es werden auch die Zwischenräume am Vegetationspunkt mit in die Organbildung einbezogen (S. 43). Es entsteht daher eine geschlos-

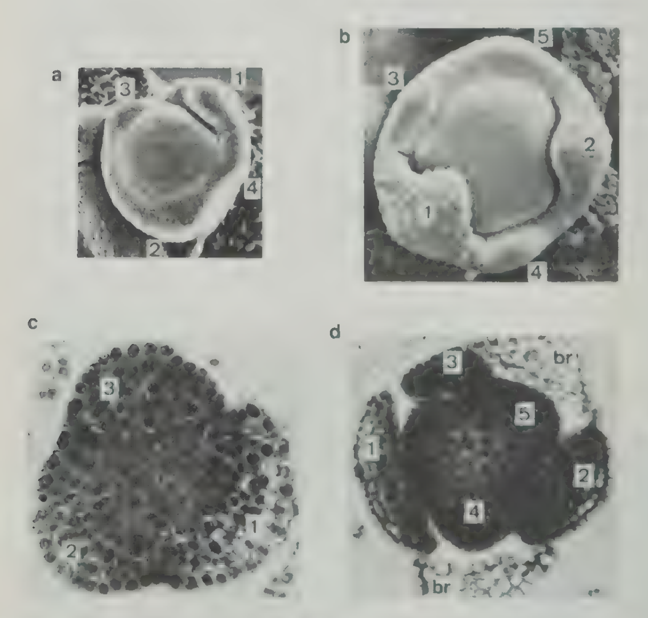


Abb. 42 **a, b)** *Hyoscyamus albus*. Blütenvegetationskegel, Ausgliederung der Sepalen. 120 : 1. **c, d)** Querschnitte durch Blütenvegetationspunkte. c) *Gibasis geniculata*. Sepalen in [illegible]-Spirale. 270 : 1. d) *Phytolacca acinosa*. Sepalen in quincuncialer Deckung. 140 : 1. – br Vorblatt, s_1 bis s_5 Sepalen (a, b nach K. Huber)

sene Kelchröhre, der die freien oberen Teile als Kelchzähne oder -zipfel aufsitzen, so daß sich an ihnen die Zahl der beteiligten Organe erkennen läßt (Abb. **42**a, b, **43**k, **102**m, **103**c, **104**p). Die Bereiche der gedachten Verwachsung werden als Kommissuren bezeichnet. In die-

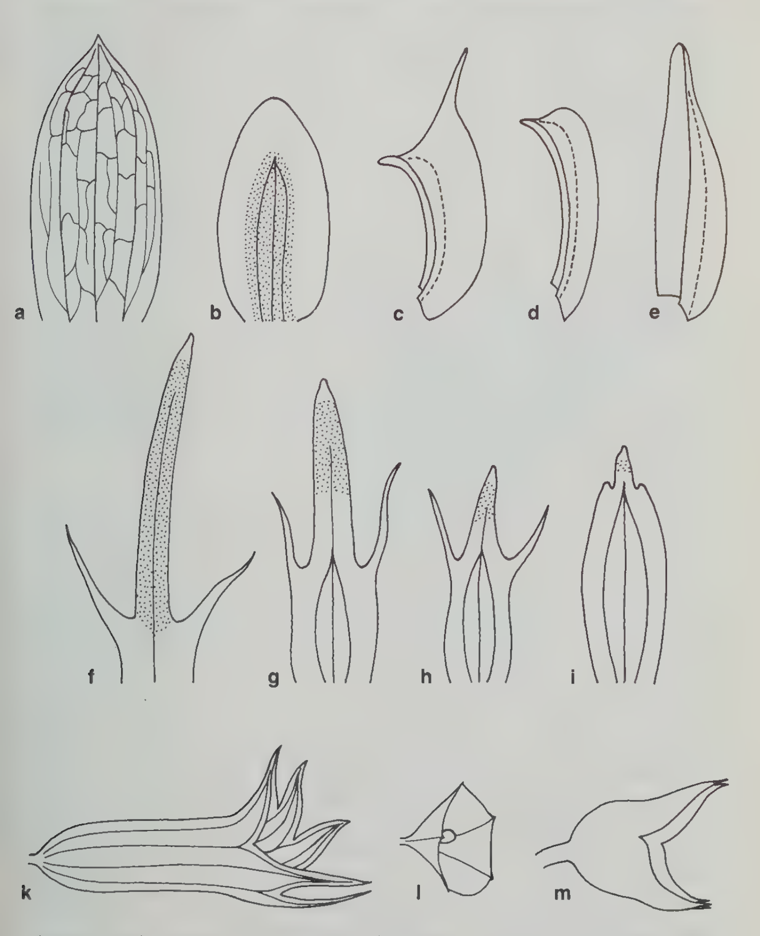


Abb. 43 **a–e)** Kelchblattformen. a. *Pelargonium radula.* b. *Polycarpaea teneriffae.* c. *Illecebrum verticillatum.* d. *Herniaria glabra.* e. *Polycarpaea teneriffae.* **f–i)** *Loeflingia hispanica.* Laubblatt, äußeres, mittleres und inneres Kelchblatt. **k–m)** Kelchformen mit verwachsenen Sepalen. k. *Satureja vulgaris.* l. *Moluccella laevis.* m. *Sarothamnus scoparius.* – Chlorophyllhaltiges Gewebe in b, f–i punktiert.

sen vereinigen sich oft auch die seitlichen Sepalenleitstränge zu Kommissuralbündeln. Je nach dem Zeitpunkt, an dem die Meristemfusion eintritt, und nach Verteilung und Intensität des anschließenden Wachstums variiert das Verhältnis zwischen Kelchzähnen und Kelchröhre; einerseits kann sich die Verwachsung auf einen unauffälligen basalen Abschnitt beschränken, andererseits die Kelchröhre wie abgeschnitten erscheinen (Abb. **43**l), da die freien Sepalenteile nur noch durch winzige Spitzchen repräsentiert werden. Schließlich kann die Meristemfusion bei einigen oder allen Gliedern des Kelches so früh stattfinden, daß diese nicht mehr selbständig in Erscheinung treten, sondern vollständig zu einer Einheit verschmelzen. Zygomorphie kann bei kongenital vereinigten Sepalen auch dadurch zustandekommen oder zusätzlich betont werden, daß der Verwachsungsgrad zwischen den einzelnen Gliedern verschieden ist. Bei Leguminosen, Labiaten u. a. entstehen so oftmals zweilippige Kelche, indem sich jeweils zwei Sepalen von den übrigen drei unterscheiden und von ihnen durch tiefere Einschnitte getrennt sind (Abb. **43**m, k). Besonders bei klappiger Knospenlage können auch postgenitale Verwachsungen zwischen den Rändern benachbarter Sepalen auftreten. Bei einigen Papaveraceen greift dagegen der überlappende Sepalenrand in eine Rinne des benachbarten Organs (Abb. **44**a). Gewöhnlich ist die postgenitale Verwachsung nur sehr lose und wird zur Blütezeit, wenn sich der Kelch öffnet, wieder gelöst.

Werden innerhalb des Kelches normalerweise keine Internodien ausgebildet, so streckt sich doch meistens der unter dem ersten Sepalum befindliche Achsenteil mehr oder weniger stark und bildet so den Blütenstiel (Abb. **46**a, **51**c). Dadurch ist die Blüte, zusammen mit den fehlenden Seitentrieben, im allgemeinen gut gegen die Hochblattregion abzugrenzen. Ausnahmen kommen jedoch auch hier vor: zum Beispiel unterbleibt bei *Dianthus* die Internodienstreckung zwischen den eigentlichen Sepalen und einem oder mehreren gegenständigen Hochblattpaaren. Diese scheinen daher zur Blüte zu gehören, zumal auch Achseltriebe fehlen und die Gestalt sich derjenigen der Kelchblätter annähert; sie werden daher oft als Kelchschuppen bezeichnet (Abb. **44**c). Als Hochblätter geben sie sich in diesem Fall vor allem noch durch ihre dekussierte Stellung zu erkennen. Ähnliches gilt für den 3- oder mehrzähligen Außenkelch oder Calyculus der Malvaceen (Abb. **81**f) und entsprechende Bildungen in anderen Verwandtschaftsgruppen. Fällt jedoch auch noch die unterschiedliche Blattstellung fort, wie zum Beispiel bei den dekussiert stehenden Organen von Epimedium oder den spiralig angeordneten von *Paeonia* (Abb. **77**a), so fehlt es an geeigneten Kriterien zur Unterscheidung von Kelch- und Hochblättern und damit auch zur Begrenzung der Blüte. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang der Außenkelch vieler Rosoideen (Abb. **88**b). Gewöhnlich wird er so gedeutet, daß es sich um die zu den

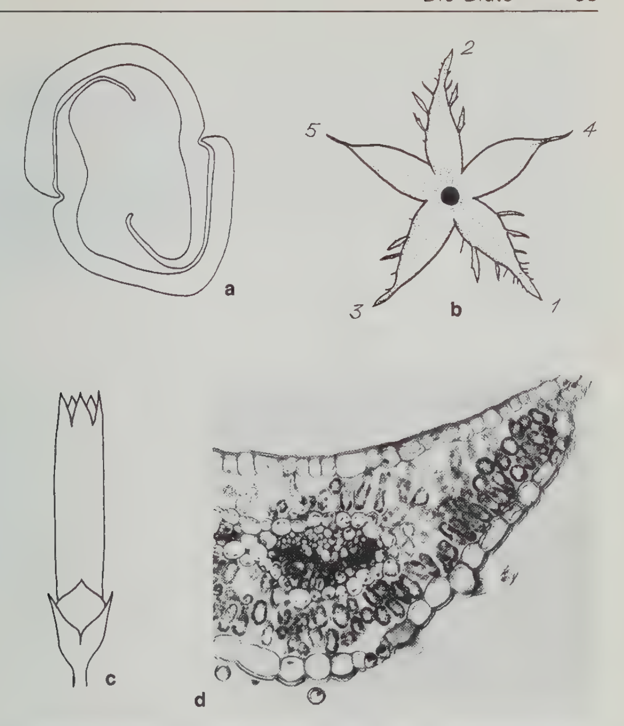


Abb. 44 **a)** *Papaver somniferum.* Querschnitt durch den Kelch in der Knospenlage, postgenitale Verwachsung. 15 : 1. **b)** *Rosa* spec. Kelch mit Fiedern an außen liegenden Sepalenrändern. **c)** *Dianthus gratianopolitanus.* Kelch mit zwei Kelchschuppen-Paaren. **d)** *Minuartia laricifolia.* Querschnitt durch ein Sepalum mit abaxialem palisadenartigem Parenchym. 135 : 1.

Sepalen gehörigen Nebenblätter handle, die paarweise kongenital miteinander verwachsen seien. Dafür können gute Gründe angeführt werden, andererseits machen aber die Kelchblätter meistens den Eindruck von hochblattartigen Phyllomen mit vorherrschendem Unterblatt; zudem sitzen die Außenkelchblätter unter den Sepalen, stellen also nicht einfach einen Auswuchs des Blattgrundes dar, wie es sonst bei den Nebenblättern der Rosaceen üblich ist (Abb. **19**d).

Da die Kelchblätter meist frühzeitig dem Licht ausgesetzt sind, wird die Möglichkeit der Photosynthese durch Ausbildung von Chlorophyll genutzt. Der anatomische Bau ist allerdings gegenüber einer Blattspreite meistens stark vereinfacht und entspricht etwa dem eines Unterblattes. Wird aber mehr oder weniger palisadenartiges Paren-

chym entwickelt, dann geschieht das vor allem im oberen Teil und gewöhnlich an der belichteten Außenseite, also an der morphologischen Unterseite (Abb. **44**d). In vielen Verwandtschaftsgruppen hat der Kelch beim Öffnen der Blütenknospe seine Aufgabe erfüllt und beginnt bald danach zu vertrocknen oder wird auch sofort abgeworfen (z. B. Papaveraceen). Er kann aber auch als persistierender Kelch bis zur Fruchtreife bleiben (Abb. **81**i, **98**c) und bietet oftmals Schutz durch kräftig entwickeltes Sklerenchym (z. B. Caryophyllaceen, Chenopodiaceen).

Literatur s. unter Die Blütenkrone S. 91.

Die Blütenkrone

Läßt sich im Kelch häufig noch eine deutlich sukzessive Anlegung der einzelnen Sepalen feststellen, so treten demgegenüber im allgemeinen alle Petalenprimordien fast simultan und auf gleicher Höhe hervor (Abb. **45**a, **46**c, d). Dabei verhalten sich Kelch- und Kronblätter gewöhnlich wie zwei aufeinanderfolgende Blattquirle, d. h., es wird eine gleiche Zahl von Petalen angelegt, die mit den Sepalen alternieren (Abb. **40**a–e, **80**o, **91**h, **101**o). Abweichungen können u. a. dort auftreten, wo Kelch, Krone oder beide selbst bereits aus zwei oder mehr Paaren bzw. Quirlen bestehen (Abb. **74**AII, III, **75**h); es kommt dann das dritte Paar (Quirl) über das erste und gegebenenfalls das vierte über das zweite Paar (Quirl) zu stehen, unabhängig davon, ob es sich um Sepalen oder Petalen handelt.

Das Wachstum der seitlich meist nur wenig ausgedehnten Petalenprimordien folgt vielfach einem ausgesprochen periplasten Typ, so daß rundliche, verkehrt-eiförmige, am distalen Ende abgerundete oder eingebuchtete, manchmal sogar tief zweiteilige Organe ohne Spitze entstehen (Abb. **45**b–e, **98**b, f, g). Die Nerven neigen entsprechend zu dichotomer Verzweigung, und es fehlt sehr oft ein zum distalen Ende durchlaufender Mittelnerv; an der Basis vereinigen sich häufig alle Leitbündel zu einem einzigen Spurstrang. Bei freien Petalen unterbleibt gewöhnlich auch eine spätere Erweiterung der Basis, so daß sie durch größere oder kleinere Zwischenräume getrennt werden. Durch Längsstreckung des unteren verschmälerten Teils kann es zu einer Gliederung in Platte und Nagel kommen, ähnlich der eines Laubblattes in Spreite und Stiel (Abb. **45**b, c, **89**e, **101**p). Auch aszidiate Formen treten gelegentlich auf, zum Beispiel bei einigen Ranunculaceen (Abb. **71**b, i) oder *Waldsteinia* (Abb. **45**e). Möglicherweise sind die Krönchenschuppen (Abb. **45**d) und Flügelleisten bei Caryophyllaceen hiermit in Zusammenhang zu bringen und als diplophylle Strukturen zu deuten.

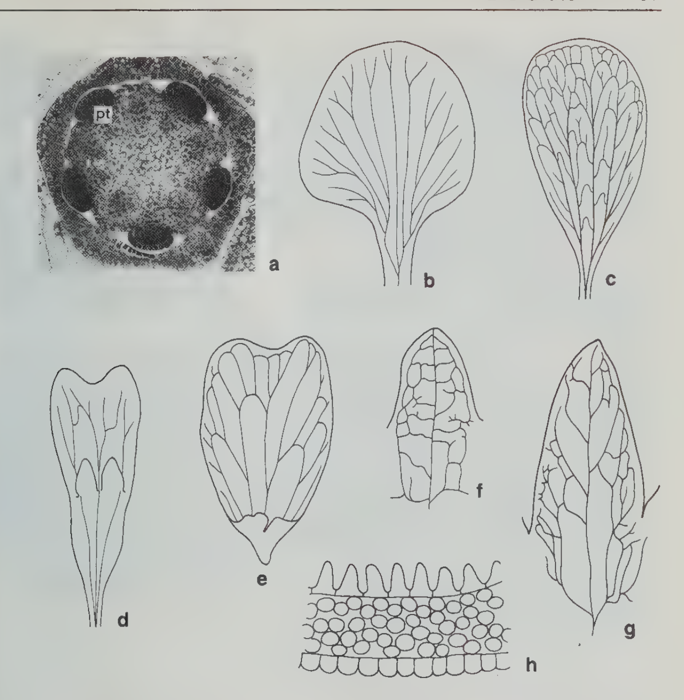


Abb. 45 **a)** *Vaccaria pyramidata.* Querschnitt durch junge Blüte, Ausgliederung der Petalen (pt). 140 : 1. **b–e)** Petalenformen. b. *Aneilema beniniense.* c. *Pelargonium radula.* d. *Silene rupestris.* e. *Waldsteinia geoides.* **f, g)** *Solanum luteum.* Sepalum und Petalum. **h)** *Cardamine hirsuta.* Teil eines Querschnittes durch das Petalum. 300 : 1. (f, g nach K. Huber).

Wie aus der Beschreibung der Ontogenese hervorgeht, ist die Aestivation der Petalen gewöhnlich nicht durch ihre Anlegungsfolge vorgegeben, sondern hängt von den Wachstumsvorgängen in den Kronblättern selbst oder im Vegetationspunkt ab. Die Entwicklung kann nach arttypischen oder für ganze Verwandtschaftsgruppen charakteristischen Mustern ablaufen und z. B. bei Caryophyllaceen, Malvaceen, Contortae, Rubiaceen usw. eine gedrehte Knospenlage hervorrufen (Abb. **91**g, **101**o). Bei Papilionoideen findet man durchweg eine absteigende Knospendeckung (Abb. **89**d, q), bei der das adaxiale Petalum außen, die beiden abaxialen innen zu liegen kommen, bei Caesalpinioideen umgekehrt eine aufsteigende Deckung (Abb. **89**c). Auf die manchmal vorkommende dekussierte Stellung der Petalen wurde oben schon hingewiesen. Vielfach hängt es vom Zufall ab, wie

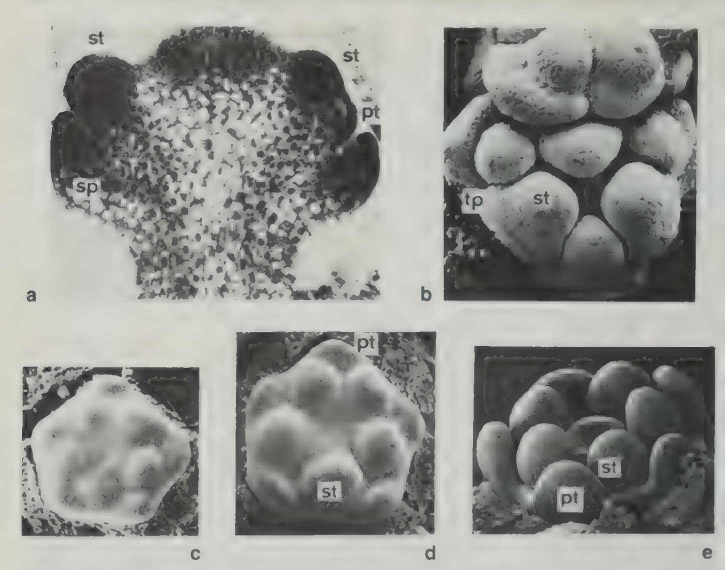


Abb. 46 **a)** *Vaccaria pyramidata.* Längsschnitt durch den Blütenvegetationskegel nach Ausgliederung des Kronblatt-Staubblatt-Komplexes. 200 : 1. **b)** *Allium ursinum.* Junge Blüte mit Tepalen- und Staubblatt-Primordien (oben z. T. durch zweite Blüte verdeckt). 90 : 1. **c–e)** *Hyoscyamus albus.* Junge Blüten, Ausgliederung der Petalen und Stamina. 75 : 1. – pt = Petalen, sp = Sepalen, st = Stamina, tp = Tepalen. (b nach Krähenbühl, c–e nach K. Huber)

sich die Petalenränder während des Breitenwachstums übereinanderschieben; zum Beispiel kann so gelegentlich eine quincunciale Dekkung zustandekommen (Abb. **87**g), die sonst als konstantes Merkmal in der Blütenkrone nicht üblich ist.

Sehr viel mehr als beim Kelch fällt die in vielen Familien vorkommende Zygomorphie der Blütenkrone ins Auge, die oft mit bestäubungsbiologischen Anpassungen zusammenhängt; besonders ausgeprägt ist diese Erscheinung u. a. bei Leguminosen (Abb. **89**n–r), Labiaten (Abb. **105**r, s), Scrophulariaceen (Abb. **105**g, h) und Orchideen (Abb. **113**c, e, **114**). Auch hier ist mit der Zygomorphie oftmals eine von der abaxialen zur adaxialen Seite der Blüte oder umgekehrt verlaufende Anlegungsfolge der Petalen verbunden, und vermehrt beobachtet man eine einseitige Förderung des Vegetationspunktes. Daß jedoch kein einfacher Kausalzusammenhang zwischen Anlegungsfolge und Zygomorphie besteht, zeigt sich zum Beispiel daran, daß die Ausgliederung bei Papilionoideen in beiden entgegengesetzten Richtungen oder auch normal simultan erfolgen kann.

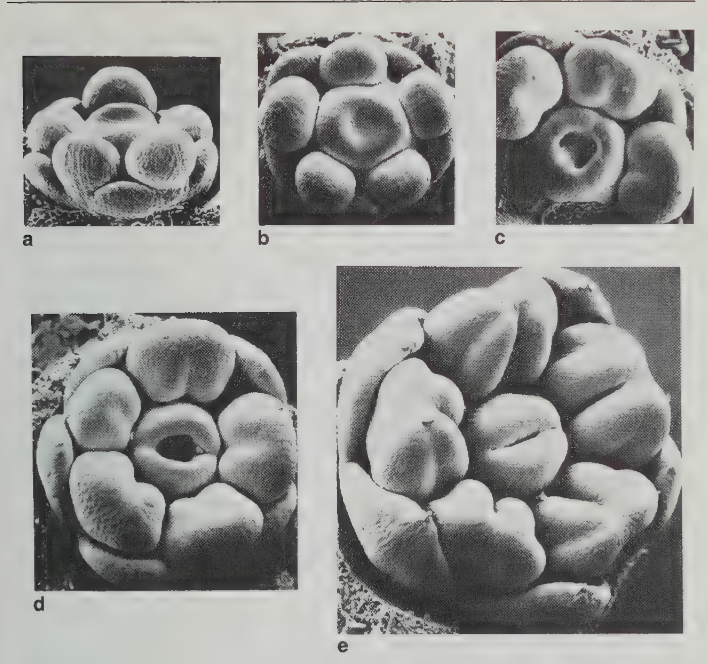


Abb. 47 *Vestia foetida*. Entwicklung der Corolle, des Androeciums und Gynoeciums. 70 : 1. (nach K. Huber).

Häufig erfährt das Wachstum der Petalen anfangs eine beträchtliche Verzögerung gegenüber den übrigen Blütenorganen (Abb. **47**, **49**a) und wird erst kurz vor der Blütezeit, der Anthese, stark beschleunigt, so daß die Sepalen und eventuell auch die Staubblätter überholt werden. Die Öffnung der Blüte kann so vor sich gehen, daß die Petalen durch die Abspreizung der vorher eng zusammenschließenden Sepalen plötzlich exponiert werden. In der Knospenlage ist daher oft eine besondere Einfaltung oder Krümmung der Petalen erforderlich; zusätzlich kann beim Aufblühen eine momentane starke Vergrößerung eintreten. In anderen Fällen, so besonders bei Sympetalen, werden die Kronblätter allmählich aus dem Kelch herausgeschoben.

In dieser späten Phase sind vor allem die Epidermiszellen am Wachstum beteiligt, während das Mesophyll ganz oder teilweise durch Bildung von Interzellularräumen folgt (Abb. **45**h), so daß die einzelnen Zellen oftmals durch sehr weite Zwischenräume getrennt werden. Viele Kronblätter sind daher sehr hinfällig, und aus dem gleichen Grund werden die Farbstoffe, die ein besonderes Charakteristikum

der Petalen darstellen, vielfach in den Epidermen deponiert. Weiße Kronblätter enthalten dagegen keine Pigmente; ihre Färbung kommt durch Reflexion an der Oberfläche und an den inneren Zellwänden bzw. Lufträumen zustande. Sehr bezeichnend sind vielfach papillöse Erhebungen an der Oberfläche der Epidermiszellen, durch die ein samtiger Glanz hervorgerufen wird (Abb. **45**h).

Für Verwachsungserscheinungen unter den Petalen gilt dasselbe wie für die Sepalen. Ihnen kommt jedoch eine besondere taxonomische Bedeutung zu, da sich oft ganze Familien, Ordnungen oder noch höhere Einheiten der Dikotylen gleich verhalten: entweder bleiben ihre Kronblätter getrennt, sie sind choripetal, oder es treten kongenitale Verwachsungen zu einer mehr oder weniger langen Kronröhre auf, d. h., sie sind sympetal (Abb. **102**i, l, m, **105**e, f, r, s). Daneben kommen auch hier postgenitale Verwachsungen vor; bekannte Beispiele sind das aus zwei Petalen bestehende Schiffchen der Papilionoideen (Abb. **89**p, r) oder die Kronzipfel bei manchen Campanulaceen, die sich bei der Anthese von der Basis zur Spitze hin fortschreitend trennen (Abb. **106**n–p).

In vielen Fällen ist die Unterscheidung von Sepalen und Petalen schwierig, da es hinsichtlich Bau und Entwicklungsgeschichte zahlreiche Abweichungen von den beschriebenen Verhältnissen und vor allem verschiedene Zwischenformen gibt; manchmal sind auch in verwandten Gruppen die vergleichbaren Organe teils sepaloid, teils petaloid ausgebildet. Bei Polygonaceen sind zum Teil zwei alternierende 3zählige Quirle kelchartiger Organe (Abb. **99**p), in anderen Gattungen stattdessen aber 5 spiralig stehende Perigonblätter vorhanden, die bei der Anthese oft ausgesprochen kronblattartige Färbung annehmen. Die in zwei alternierenden Kreisen angeordneten Tepalen der Liliiales und Orchideen färben sich zwar in der Regel alle kronblattartig, sind aber in der Knospe zunächst grün und weisen oft mit der breiten Basis und dem in eine deutliche Spitze verlaufenden Mittelnerv u. a. einen mehr sepaloiden Bau auf (Abb. **112**b, i, n, **113**g). Bei Solanaceen u. a. kontrastieren die meist relativ kleinen und grünen Kelchblätter mit den großen bunten Kronblättern sehr stark, doch stimmen Bau und Entwicklung der Petalen in verschiedener Hinsicht mit den Sepalen überein (Abb. **45**f, g). In der Gattung *Nymphaea* gehen die äußeren grünen Perianthblätter allmählich in die weißen oder bunten inneren über.

In verschiedenen Familien oder ganzen Ordnungen (Fagales, Urticales, Graminales, Cyperales u. a.), aber auch in zahlreichen einzelnen Gattungen und Arten (z. B. *Scleranthus*, *Silene apetala*) werden keine oder nur stark reduzierte Petalen ausgebildet (Abb. **85**e, **86**c, **110**g, h); man spricht dann von Apetalie. Besonders in dichtgedrängten Infloreszenzen und in Pseudanthien kommt es aber auch vor, daß keine

normal entwickelten Kelchblätter vorhanden sind (Abb. **106**d, **107**f), so daß die inneren Organe, vornehmlich kurz vor der Anthese, nur von den Petalen geschützt werden. Bei stark reduzierten Sepalen kann übrigens der Fall eintreten, daß sie erst nach den Petalen ausgegliedert werden. Schließlich gibt es Blüten ohne jede Blütenhülle (z. B. Salicaceen, *Euphorbia,* Abb. **92**i, k, o); deren Aufgaben werden dann oft von Hochblättern und anderen Organen übernommen.

Literatur

Baum, Hermine 1950: Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle. – Oesterr. bot. Z. 97: 1–43.

Baum, Hermine 1951: Vorläuferspitzen im Blütenbereich. Oesterr. bot. Z. 98: 280–291.

Leinfellner, W. 1954–58: Beiträge zur Kronblattmorphologie. – Oesterr. bot. Z. 101, 102, 105.

Leinfellner, W. 1960–63: Zur Kenntnis des Monokotylen-Perigons. – Oesterr. bot. Z. 107, 108, 110.

Mair, O. 1977: Zur Entwicklungsgeschichte monosymmetrischer Dicotylen-Blüten. – Diss. Bot. 38.

Weber, A. 1980: Die Homologie des Perigons der Zingiberaceen. Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie des Monokotylen-Perigons. – Pl. Syst. Evol. 133: 149–179.

Das Androecium

Anlage der Staubblätter

Wie die Kronblätter werden auch die Staubblätter meistens praktisch gleichzeitig als seitlich wenig ausgedehnte oder im Querschnitt vollkommen runde Primordien ausgegliedert (Abb. **46**c, d), wobei wieder die bei zygomorphen Blüten auftretenden Sonderfälle einseitiger abaxialer oder adaxialer Förderung ausgenommen sind. Wenn die Staubblätter wieder in der gleichen Zahl vorhanden sind wie die Petalen, spricht man von Haplostemonie. Die Stamina pflegen dann mit den Petalen zu alternieren, so daß sie episepal, über den Kelchblättern stehen (Abb. **40**c); dasselbe ist häufig auch bei fehlenden Petalen der Fall (Abb. **85**e, **86**c, **98**h). Verschiedentlich werden die Staubblätter jedoch stattdessen im Petalensektor, epipetal, angelegt (z. B. Rhamnales, Primulales, Abb. **40**d). Demgegenüber wird in diplostemonen Blüten die doppelte Zahl von Stamina ausgegliedert. Diese können in zwei miteinander alternierenden Kreisen angeordnet sein, wobei die Glieder des äußeren Kreises episepal (bzw. über den äußeren Tepalen), die des inneren Kreises epipetal stehen. Dies läßt sich besonders bei vielen Liliales beobachten (Abb. **46**b, **112**e), die daher als pentazyklisch bezeichnet werden. Bei den meisten diplostemonen Dikotylen sind dagegen die Staubblätter praktisch auf gleicher Höhe inseriert und bilden demnach nur einen Kreis (Abb. **40**a, b). Gleichwohl ist auch hier häufig von pentazyklischen Blüten die Rede, da aufgrund einer hypothetischen Alternanzregel die episepalen Stamina als die

äußeren, die epipetalen als die inneren betrachtet werden. Umgekehrt sind immer wieder Fälle von Obdiplostemonie beschrieben worden, in denen die epipetalen Staubblätter die äußeren sein sollen (z. B. Caryophyllaceen, Saxifragaceen, Geraniaceen), doch halten diese Angaben meistens einer Nachprüfung nicht stand. Dagegen kann die Entwicklung der Stamina in den Kelch- und Kronsektoren, trotz gleicher Insertionshöhe, durchaus verschieden schnell verlaufen, und eventuell entstehen auch gewisse gestaltliche Unterschiede (z. B. Nektardrüsen an den Kelchstaubblättern bei Alsinoideen).

Sehr häufig besteht eine enge Beziehung zwischen Kron- und Staubblättern, die schon darin zum Ausdruck kommen kann, daß alle Glieder der Corolle und des Androeciums unmittelbar nacheinander oder praktisch simultan in Erscheinung treten (Abb. **37**e, f). Überdies können Petalen und die im gleichen Sektor angelegten Stamina aus einem gemeinsamen, sich später spaltenden Primordialhöcker entstehen, wie das z. B. bei Caryophyllaceen beobachtet werden kann (Abb. **46**a). Petalen und Stamina bilden daher häufig eine gegen die übrigen Blütenorgane abgesetzte Organgruppe, die man auch als Stapet bezeichnet hat. Bei Liliales, Potamogetonaceen u. a. kommt es auch vor, daß alle Stamina zu den inneren und äußeren Tepalen in enger Beziehung stehen und eventuell mit ihnen aus gemeinsamen Primordialhöckern entstehen, obwohl die Perianthblätter keine typischen Petalen, bei *Potamogeton* sogar Organe von ausgesprochen sepaloider Erscheinung sind (Abb. **46**b).

Eine Verringerung der Staubblattzahlen kann sich dadurch ergeben, daß sich ein Teil der angelegten Organe nicht weiterentwickelt oder daß von vornherein weniger Staubblätter gebildet werden. Meist sind die verbleibenden Stamina symmetrisch zur Blütenmedianen angeordnet (Abb. **105**b, c, t, **111**d, **113**b, d, f), sie können aber auch in einer bestimmten Beziehung zur Kelchspirale stehen. Bei polyandrischen Blüten kommt es hingegen zu einer mehr oder weniger starken Vermehrung über die doppelte Anzahl hinaus (Abb. **68**a, **71**h, **75**q, **89**i). Im einfachsten Fall, etwa bei Ranunculaceen, beobachtet man nach der Ausgliederung der Sepalen zunächst eine sehr starke Aufwölbung des Blütenvegetationspunktes, dessen ganze Oberfläche sich mit einer mantelförmigen, stark färbbaren Meristemzone überzieht (Abb. **48**a, **51**c). Nach einer gewissen Pause in der Organbildung werden Kron- und Staubblätter sehr rasch zentripetal (akropetal), d. h. von außen nach innen oder von unten nach oben fortschreitend, ausgegliedert. Sie bilden dabei, ähnlich dichtgedrängten Laubblättern, regelmäßige Kontaktparastichen oder manchmal auch einfache gerade oder etwas gekrümmte Längsreihen (Abb. **48**b–d).

In verschiedenen Verwandtschaftsgruppen, z. B. Centrospermen, Dilleniales u. a., wird eine vermehrte Zahl von Stamina in einer von der

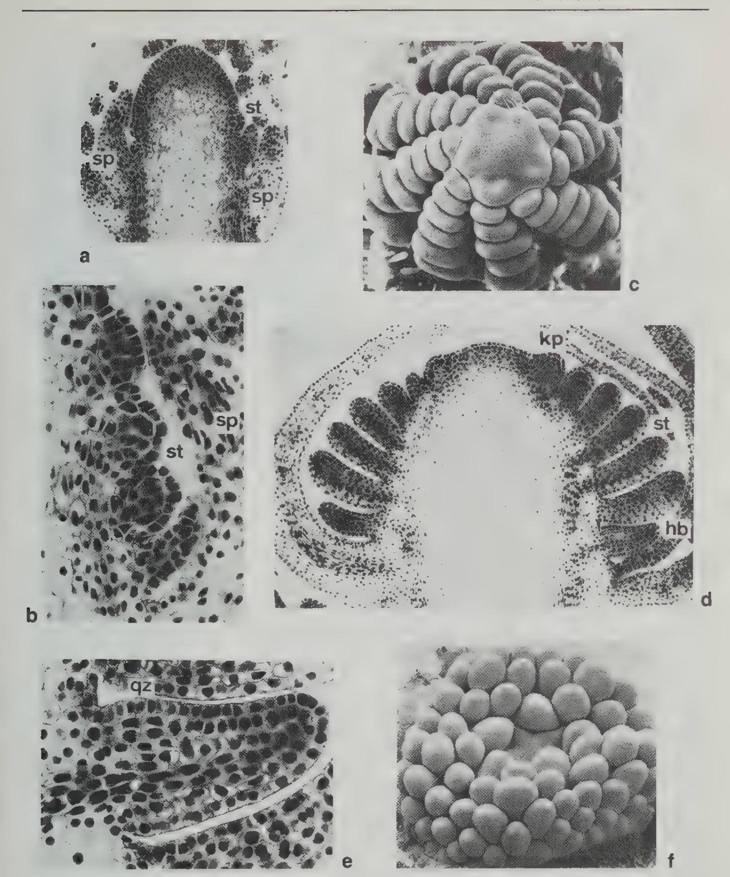


Abb. 48 **a, b)** *Nigella damascena.* Blütenvegetationskegel im Längsschnitt, akropetale Anlegung der Stamina. 45 : 1, 150 : 1. **c)** *Nigella arvensis.* Junge Blüte mit Staubblattprimordien und frühen Karpellanlagen. 45 : 1, **d, e)** *Nigella damascena.*. Längsschnitt durch junge Blüte, Entwicklung der Stamina und Honigblätter, Anlegung der Karpelle; Honigblatt im stärker vergrößerten Ausschnitt. 45 : 1, 190 : 1. **f)** *Dorotheanthus bellidiformis.* Blütenvegetationskegel mit basipetaler Ausgliederung der Stamina. 90 : 1. – hb = Honigblatt, kp = Karpell, qz = Querzone, sp = Sepalum, st = Staubblatt. (a, b d, e nach Lang).

üblichen Weise abweichenden zentrifugalen (basipetalen) Folge, d. h. von oben nach unten fortschreitend, hervorgebracht (Abb. **48**b). Die Staubblätter sind in diesem Fall nicht spiralig angeordnet; oftmals bilden sie Gruppen, deren Stellung der eines drei- oder fünfzähligen

Androeciums entspricht (Abb. **78**c). Zum Teil werden hierbei zunächst einzelne Höcker gebildet, auf denen sich eine mehr oder weniger große Zahl von Staubblättern entwickelt. Es entsteht so der Eindruck, als würden einige wenige Organprimordien in mehrere oder viele Teilorgane aufgespalten, die man vielleicht mit den Fiedern eines geteilten Laubblattes vergleichen könnte. Daß sich daraus in der Regel normale, vollständige Staubblätter entwickeln, steht dem nicht entgegen, da sich auch Teile eines Fiederblattes wie ein ganzes Blatt verhalten. Bei den Aizoaceen alternieren die Primordialhöcker mit den Sepalen und bringen, außer den Staubblättern, am äußeren oder unteren Rand auch einige bis viele Kronblätter hervor (Abb. **99**a). Es liegt daher nahe, den Kronblatt-Staubblatt-Komplex bei Caryophyllaceen (Abb. **46**a) und einigen Portulacaceen als einen derartigen Primordialhöcker zu betrachten, der nur zwei Organe hervorbringt. Andererseits können die Höcker, wie bei den Cactaceen, auch zu einem zusammenhängenden Ringwall vereinigt sein. Schließlich gibt es Fälle, in denen die einzelnen Stamina auf den Primordialhöckern nicht in basipetaler, sondern in akropetaler Folge ausgegliedert werden, so zum Beispiel bei den Mimosoideen.

Entwicklung und Bau der Staubblätter

Trotz der häufig engen räumlichen und zeitlichen Beziehungen zwischen Petalen und Stamina verläuft die Entwicklung sehr unterschiedlich. Das Breitenwachstum der anfangs runden oder rundlichen Staubblattprimordien ist meist ziemlich gering und nur wenig stärker als das gleichzeitig stattfindende Dickenwachstum; es entsteht daher ein etwas elliptischer, später mehr trapezförmiger oder rechteckiger Querschnitt (Abb. **47**b, c). Nicht oder nur wenig davon betroffen ist ein zunächst sehr kurzer basaler Teil, dessen Durchmesser nur noch etwas durch Zellvergrößerung zunimmt (Abb. **49**a). Dadurch wird das Primordium in den oberen fertilen Abschnitt, die Anthere, und den zukünftigen, häufig stielrund bleibenden Staubfaden oder das Filament gegliedert. Während sich gewöhnlich ein einzelner, zentraler Prokambiumstrang differenziert, bildet sich in seiner Umgebung parenchymatisches, plasmaarmes Gewebe. Dagegen bleiben die seitlichen Teile der Anthere noch längere Zeit meristematisch, und es gehen daraus die beiden Theken hervor, die durch das dazwischenliegende Konnektiv gesondert sind. Schließlich teilen sich die Theken in je zwei Pollensäcke, die sich gewöhnlich im Vergleich zum Konnektiv stark vergrößern und vorwölben (Abb. **47**c, d, **49**b).

Die große Formenmannigfaltigkeit bei den Staubblättern kommt durch verschiedene Abwandlungen des beschriebenen, in seinen Grundzügen sehr gleichartigen Wachstumsmusters zustande. Je nach Ausmaß des Längenwachstums entstehen kürzere oder längere Antheren und Filamente. Durch Krümmung oder ungleiches Breitenwachs-

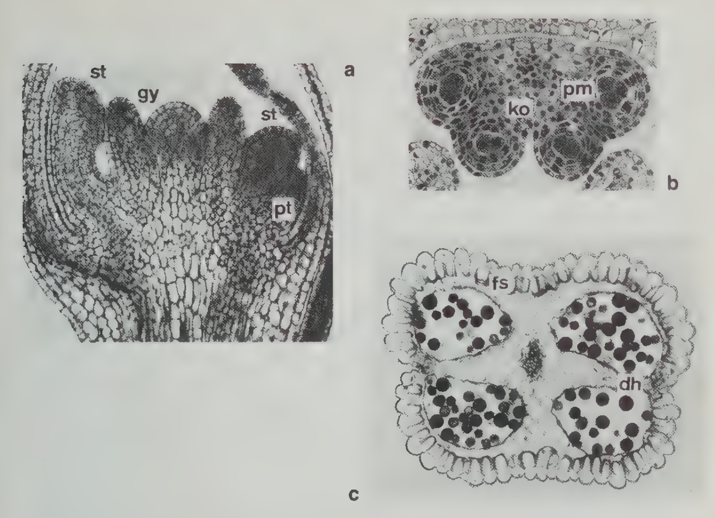


Abb. 49 **a)** *Vaccaria pyramidata.* Blütenvegetationskegel mit jungem Gynoecium (gy). Gliederung der Stamina (st) in Anthere und Filament, retardiertes Petalum (pt). 110 : 1. **b)** *Uebelinia kiwuensis.* Querschnitt durch die introrse Anthere eines jungen Staubblattes. Konnektiv (ko), Pollensäcke mit Pollenmutterzellen (pm). 140 : 1. **c)** *Thalictrum minus.* Querschnitt durch latrorse Anthere vor der Anthese; Faserschicht (fs), Dehiszenzlinien (dh), reifer Pollen in den Pollensäcken. 140 : 1.

tum des Konnektivs können die Theken dem Blütenmittelpunkt zu oder von diesem abgewendet werden; man spricht dann von introrsen bzw. extrorsen, bei genau seitlich stehenden Theken von latrorsen Antheren (Abb. **49**b, c, **50**a–d). Sehr starkes Breitenwachstum im Konnektiv rückt manchmal die Theken weit auseinander, während durch seine Verlängerung oftmals auffällige Konnektivspitzen und -fortsätze entstehen (Abb. **50**f, g, **85**g). Es kann auch durch nachträgliche seitliche Ausdehnung der Filamentbasis eine unterblattartige Erweiterung zustandekommen (Abb. **106**k–m). Gelegentlich nimmt das ganze Staubblatt infolge relativ kräftigen Breitenwachstums eine flache Gestalt an und kann mehr oder weniger petaloid entwickelt sein; eine Abgrenzung von Konnektiv und Filament ist dann oft nicht möglich (Abb. **50**i, k, **67**c, f). Von besonderem Interesse sind die monothezischen Antheren, in denen die seitlichen Meristemzonen der Anthere über den Spitzenbereich hinweg verbunden bleiben; es können sich dann die beiden inneren und äußeren Pollensäcke zu je einem einzigen vereinigen (Abb. **50**h). In manchen Fällen werden auch die Pollensäcke nicht mehr seitlich am Konnektiv, sondern nur noch an seiner Spitze ausgebildet, so z. B. bei *Alchemilla.* Spornartiges Aus-

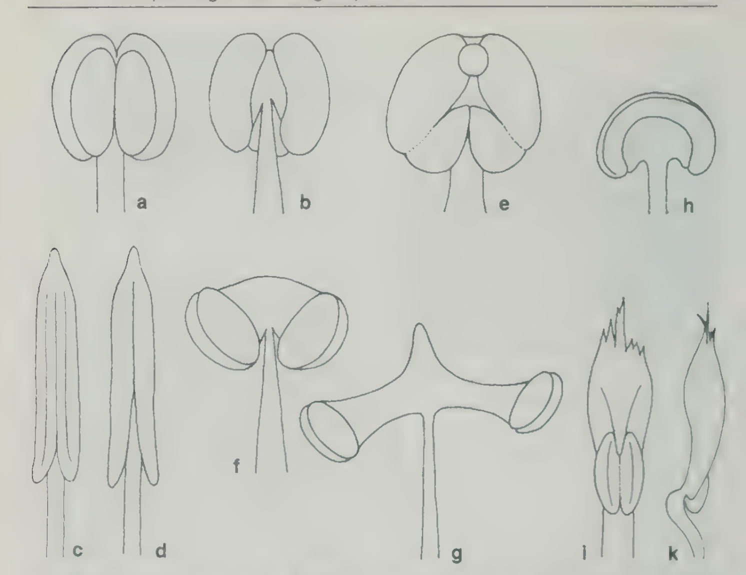


Abb. 50 Antherenformen. **a, b)** *Oxalis hedysaroides*, Innen- und Außenseite. **c, d)** *Citrus sinensis*, Innen- und Außenseite. **e)** *Saintpaulia ionantha*. **f)** *Tradescantia crassifolia*. **g)** *Zebrina pendula*. **h)** *Verbascum bombyciferum*, monothecische Anthere. **i, k)** *Costus igneus*, Innen- und Seitenansicht.

wachsen der Anthere kann dazu führen, daß das Filament scheinbar der Außen- oder Innenseite des Konnektivs ansitzt.

Während die Anthere verhältnismäßig früh ihre endgültige Größe erreicht, bleiben die Filamente meist lange Zeit kurz und werden erst beim Aufblühen rasch gestreckt. Es wird das dadurch leicht verständlich, daß die Stamina möglichst lange geschützt werden sollen, der Pollen aber beim Öffnen der Knospe oder doch bald danach fertig entwickelt am vorgesehenen Ort zur Verfügung stehen muß. Ein Beitrag zur Lösung dieses Problems wird vielfach auch durch Einkrümmung der Filamente in der Knospenlage geleistet, sehr ausgeprägt zum Beispiel bei Rosaceen.

Sonderbildungen

Im Bereich des Androeciums treten oftmals sterile rudimentäre oder auch große, flächige und eventuell petaloide Organe auf. Wenn sie aufgrund ihres Baues oder ihrer Stellung in der Blüte als rück- oder umgebildete Staubblätter angesprochen werden können, nennt man sie Staminodien (Abb. **67**a, b, **70**f). Je nachdem, ob sie sich unter- oder oberhalb der normal entwickelten Stamina befinden, kann man zwi-

schen Außen- und Innenstaminodien unterscheiden. In funktionell eingeschlechtigen Blüten können aber auch alle Staubblätter durch sterile Organe ersetzt sein. Als Staminodien sind vielleicht auch die Petalen in den Fällen zu werten, in denen sie aus dem gleichen Primordialhöcker entstehen, wie die fertilen Staubblätter (z. B. Centrospermen, S. 92ff.).

Petaloide Organe anstelle von Stamina, Übergänge zwischen beiden wie auch ihre entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen haben die Vermutung entstehen lassen, daß Petalen grundsätzlich staminodialer Natur sein könnten, während demgegenüber die Sepalen als Abkömmlinge von Hochblättern zu gelten hätten, die in die Blüte hinaufgerückt sind. Bei Ranunculales, Rosales, Caryophyllales, Geraniales u. a., auch bei einigen Monocotylen (z. B. Commelinaceen) spricht vieles für eine solche Deutung, doch ist es fraglich, ob dies generell für die Angiospermen Gültigkeit hat. Wie schon erwähnt, bestehen zum Teil auch bemerkenswerte Übereinstimmungen zwischen Kelch- und Kronblättern, oder es sind beide durch Übergänge miteinander verbunden. Es wäre daher durchaus denkbar, daß die Gliederung des Perianths in Kelch und Blütenkrone eine naheliegende funktionelle Anpassung darstellt, die mehr- oder vielfach auf verschiedenen Wegen erreicht wurde.

Wie in den anderen Blütenkreisen kommen auch zwischen den Staubblättern Verwachsungen verschiedenen Grades vor. Sind die Filamente hoch hinauf vereinigt oder wird auch die Antheren-Region mit einbezogen, so spricht man von Synandrien. Diese stellen eine Röhre dar, die das Gynöcium einschließt; in eingeschlechtigen Blüten können sie aber auch zu einer säulenförmigen Struktur im Zentrum der Blüte zusammengefügt sein (Abb. **82**e, **92**g). In einigen Fällen kommt es zur vollständigen Verschmelzung; zum Beispiel bilden die Antheren von *Cyclanthera* (*Cucurbitaceae*) einen zusammenhängenden Ring, der nicht einmal mehr in einzelne Pollensäcke gegliedert ist (Abb. **80**n). Häufiger sind die Antheren postgenital vereinigt, sehr regelmäßig bei den Compositen, deren Filamente dagegen frei bleiben (Abb. **107**g).

Literatur

Corner, E. J. 1946: Centrifugal stamens. – J. Arn. Arb. 27: 423–437.

Eckert, Gertrud 1966: Entwicklungsgeschichtliche und blütenanatomische Untersuchungen zum Problem der Obdiplostemonie. – Bot. Jahrb. Syst. 85: 523–604.

Leinfellner, W. 1954: Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. – Oesterr. bot. Z. 101: 373–406.

Leins, P. 1975: Die Beziehungen zwischen multistaminaten und einfachen Androeceen. – Bot. Jahrb. Syst. 96: 231–237. – 1979: Der Übergang vom zentrifugalen komplexen zum einfachen Androeceum. – Ber. dtsch. bot. Ges. 92: 717–719.

Sattler, R. 1962: Zur frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung der Primulales sensu lato mit besonderer Berücksichtigung der Stamen-Petalum-Entwicklung. – Bot. Jahrb. Syst. 81: 358–396.

Das Gynoecium

Mit der Bildung des Gynoeciums schließt der Blütenvegetationspunkt seine Tätigkeit ab. Meist geschieht das in der Weise, daß einige zyklisch angeordnete Karpelle ausgegliedert werden. Gewöhnlich kommt es dabei zur Meristemfusion und damit zu kongenitalen Verwachsungen zwischen den Karpellen, d. h. zur Entstehung synkarper Gynoecien, die den Vegetationspunkt vollständig aufbrauchen (Abb. **56**a, c, d). Hierdurch wird es schwierig, die einzelnen Karpelle gegeneinander und ihre Entwicklung räumlich und zeitlich gegen die Vorgänge im Vegetationspunkt abzugrenzen. Eher gelingt dies in den weniger häufigen Fällen, in denen eine größere Zahl von Fruchtblättern an einem mehr oder weniger stark aufgewölbten Vegetationskegel ausgebildet wird, so daß zumindest ein Teil an den Seitenflächen entsteht (Abb. **51**c). Zudem sind solche Gynoecien apokarp, d. h., es treten keine kongenitalen Verwachsungen zwischen den Karpellen ein. Beispiele dieser Art, die man u. a. bei Ranunculaceen antrifft, können daher als Muster für den Bau und die Entwicklung des Einzelkarpells dienen.

Das Karpell im apokarpen Gynoecium

Anlage und Entwicklung

Bei *Ranunculus* werden die Fruchtblätter, ähnlich den Staubblättern polyandrischer Magnoliiden, in rascher Folge akropetal in einer eng gewundenen Spirale und in einer relativ großen Zahl von Kontaktparastichen angelegt. Sie treten zuerst als kleine rundliche, vollmeristematische Höcker mit annähernd kreisrunder Grundfläche hervor (Abb. **51**a). An der abaxialen Seite der Höcker bildet sich bald ein Wulst, der sehr rasch halbmondförmige oder hufeisenförmige Gestalt annimmt und adaxial ringförmig geschlossen wird, oder es tritt auch ein praktisch von Anfang an ringförmiger Wulst auf (Abb. **51**b, d, e, **52**a). In vielen anderen Fällen wird dagegen die Meristeminkorporation an der adaxialen Seite verzögert, oder sie tritt überhaupt nicht ein, so daß der Ring dort offen bleibt. Durch den Wulst wird der Randverlauf des heranwachsenden Karpells markiert und damit sein Grundbauplan festgelegt. Das Randwachstum trägt jedoch wenig zur weiteren Ausgestaltung bei; für das Zustandekommen der vielfältigen Karpellformen sind vielmehr Verteilung und Intensität eines flächenhaften Wachstums oft vorwiegend oder fast ausschließlich im interkalaren Bereich verantwortlich. Wie bei vegetativen Blättern bildet sich dabei vielfach ein regelmäßiges Plattenmeristem aus (Abb. **53**b, c).

Die Schließung des Ringwulstes an der adaxialen Seite ist der Bildung einer Querzone vergleichbar (S. 60f.), die sich daraus entwickelnden Karpelle werden daher auch peltat genannt. Ihnen stehen die epeltaten Fruchtblätter gegenüber, in denen die Querzone vollständig

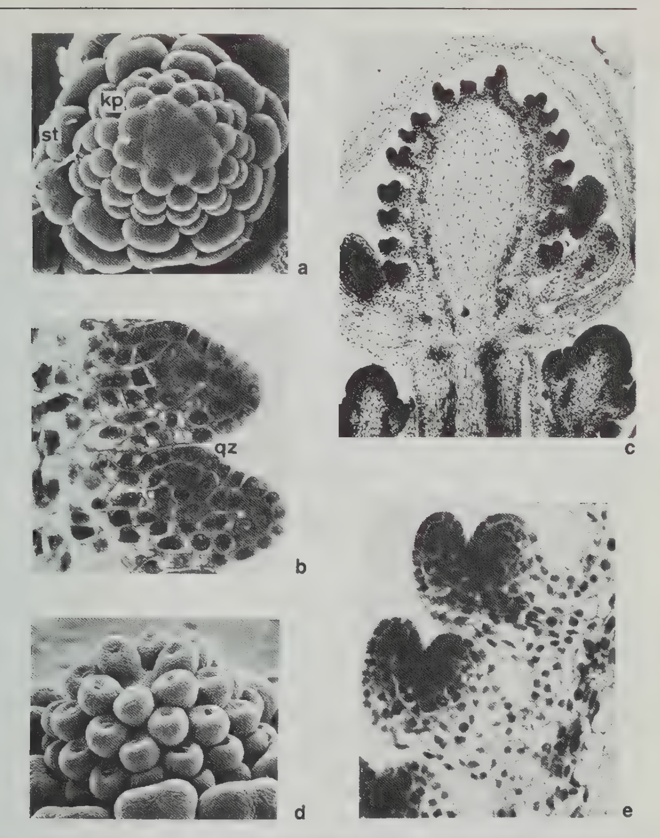


Abb. 51 **a)** *Ranunculus apiifolius.* Blütenvegetationskegel mit Staubblattprimordien und jungen Karpellanlagen. 70 : 1. **b)** *Ranunculus sceleratus.* Etwas ältere Karpellprimordien im Längsschnitt; durch die entstehende Querzone wird die zukünftige Karpellhöhle begrenzt. 350 : 1. **c)** *Ranunculus sceleratus.* Blütenknospe im Längsschnitt, Karpelle im schlauchförmigen Stadium. Unten zwei junge Blütenvegetationskegel mit mantelförmiger Meristemzone. 45 : 1. **d)** *Ranunculus apiifolius.* Spitze des Blütenvegetationskegels mit Staubblättern und schlauchförmigen Karpellen. 70 : 1. **e)** *Ranunculus sceleratus.* Längsschnitt durch zwei Karpelle im schlauchförmigen Stadium. 220 : 1. – kp = Karpelle, qz = Querzone, st = Stamina.

gehemmt bleibt. Wie aus dem Obengesagten hervorgeht, handelt es sich dabei aber nicht um grundsätzliche, sondern nur um graduelle Unterschiede.

In einigen Verwandtschaftskreisen bleibt eine anfangs schlauchförmige Gestalt auch im fertigen Karpell erhalten, da das Längenwachs-

tum der Wand ringsum annähernd gleich stark ist; die Mündung des Innenraums, der Karpellhöhle, liegt dann annähernd oder genau an der Spitze des Organs (Abb. **52**b, **67**g). Durch gleichzeitiges Breiten- oder Dilatationswachstum kann das ganze Karpell zu einem kugeligen, ovalen oder auch seitlich zusammengedrückten ungegliederten Gebilde mit entsprechend vergrößerter Karpellhöhle werden. Erweitert sich dagegen nur der untere Teil und streckt sich der obere in die Länge, so entsteht ein in Stylus oder Griffel und Ovar oder Fruchtknoten gegliedertes Karpell mit einem Griffelkanal und einer Ovarhöhle (z. B. Potamogetonaceen, Berberidaceen, Abb. **52**d). In den meisten Fällen ist jedoch das Längenwachstum an der abaxialen Seite stärker als an der adaxialen, und sehr häufig wird es im Querzonenbereich noch besonders verzögert oder gehemmt, so daß die Mündung der Karpellhöhle in eine schräge oder ausgesprochen seitliche Lage gerät und zum Ventralspalt wird (Abb. **52**b, c, e–l). Auch hier kann das Karpell ungegliedert bleiben (z. B. Winteraceen, *Schisandra*, Abb. **52**b, c, **68**i) oder sich, wie das der häufigste Fall ist, in Griffel und Ovar differenzieren. Der Griffelkanal wird in einem solchen Karpell zur adaxial offenen Ventralrinne, und auch die Ovarhöhle ist, soweit der Ventralspalt hinabreicht, zunächst nicht vollständig geschlossen (Abb. **53**a, b, d, g).

Karpelle oder Karpellteile, die anfangs ventral offen sind, werden als plicat, geschlossene (Abb. **53**c) als ascidiat bezeichnet. Epeltate Karpelle sind demnach rein plikat, während peltate Organe entweder zu rein ascidiaten Fruchtblättern heranwachsen oder in einen oberen plicaten und einen unteren ascidiaten Teil gegliedert werden. Für beschreibende Zwecke ist eine solche Unterscheidung sehr nützlich; es muß aber bedacht werden, daß die Begrenzung der plicaten gegen die ascidiate Region bei peltaten Karpellen nicht eindeutig gegeben ist. Die Längsachse der schräg am Vegetationskegel sitzenden Primordien ist nicht sicher bestimmbar, so daß die Annahme einer Begrenzungsebene willkürlich wird und eventuell selbst die Frage, ob überhaupt ein plicater Abschnitt vorliegt, nicht zweifelsfrei beantwortet werden kann (Abb. **52**m).

Komplikationen können dadurch entstehen, daß ein plicater Karpellabschnitt an der abaxialen Seite stark aufgewölbt oder an der Basis ausgesackt wird. Besonders das erste ist bei einsamigen Fruchtblättern an der Grenze vom Ovar zum Griffel ziemlich häufig der Fall, und es kann überdies der aufgewölbte Ovarteil kongenital mit dem Griffel verwachsen sein (Abb. **52**k, l). Ein Querschnitt durch diese Region erweckt dann den Eindruck einer geschlossenen Karpellhöhle, d. h. eines ascidiaten Abschnittes (Abb. **53**e, f), doch ist die grundsätzlich plicate Struktur durch die Ventralrinne an der adaxialen Seite des Karpells erkennbar.

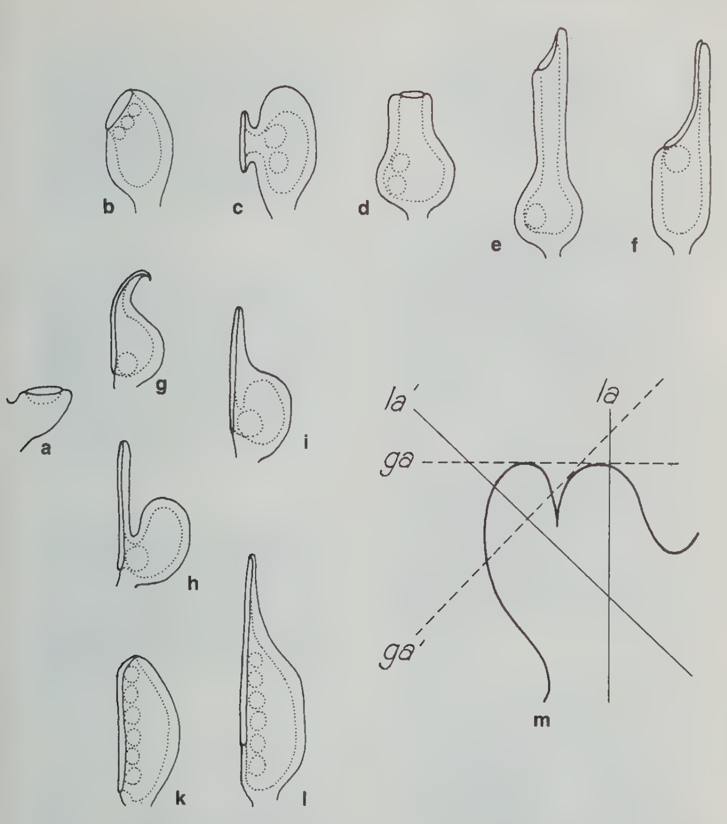


Abb. 52 **a–l)** Peltate Karpellformen, durch unterschiedliches Wachstum aus dem schlauchförmigen Frühstadium a entstanden. Die Öffnung der Karpellhöhle durch eine doppelte Linie, Innenraum des Karpells und Stellung der Samenanlagen durch punktierte Linien angedeutet. **m)** Junges *Ranunculus*-Karpell im Längsschnitt. Wird seine Längsachse parallel zur Blütenachse angenommen, erscheint es rein ascidiat; liegt die Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Blütenvegetationskegels, ergibt sich eine Gliederung in einen ascidiaten und einen plicaten Abschnitt. la, la' = angenommene Karpell-Längsachsen, ga, ga' = entsprechende Obergrenze des ascidiaten Teils.

Plazentation und Differenzierung der Gewebe

Während sich das Ovar entwickelt, treten die Samenanlagen oder auch nur eine Samenanlage als kleine rundliche Höcker hervor (Abb. **53**d, g). Der Ursprungsort der Samenanlagen wird Plazenta genannt, die wulstig ausgebildet sein kann, häufig aber auch nicht als besonderer

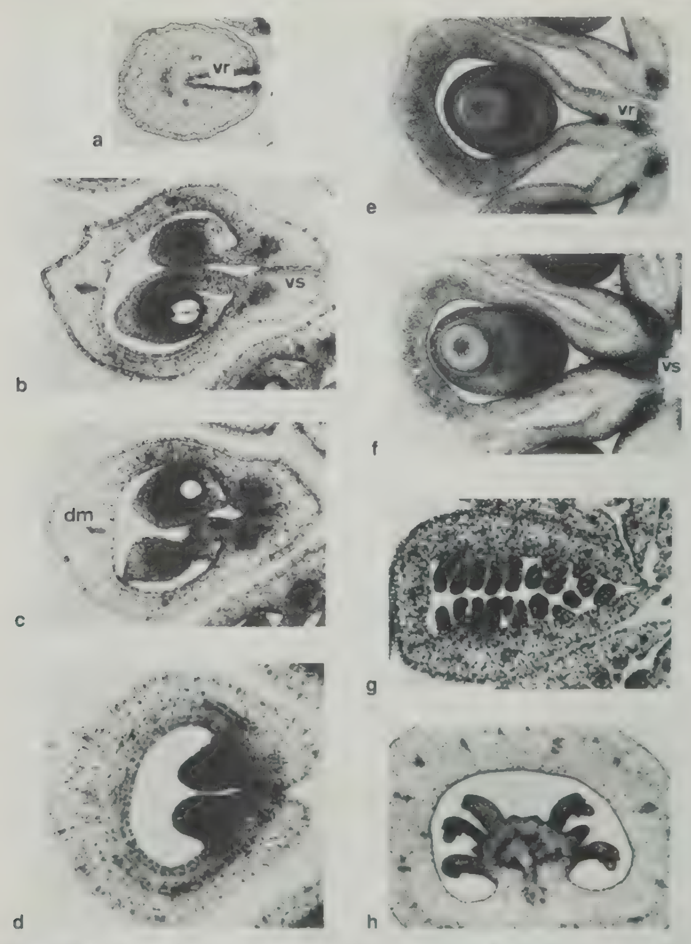


Abb. 53 **a–c)** *Caltha palustris*. Querschnitte durch ein Karpell in der Höhe des Griffels, des plicaten und ascidiaten Ovarteils. 30 : 1. **d)** *Aquilegia vulgaris*. Querschnitt durch ein junges Karpell, plicater Ovarteil mit Samenanlagen-Primordien. 55 : 1. **e, f)** *Phytolacca acinosa*. Querschnitte durch ein Karpell. 30 : 1. e) Aufgewölbter, mit dem Griffel kongenital verwachsener Ovarteil (vgl. Abb. 52 l). f) Plicater Ovarteil. **g)** *Butomus umbellatus*. Querschnitt durch ein junges Karpell mit laminaler Plazenta. 60 : 1. **h)** *Podophyllum peltatum*. Querschnitt durch ein junges Karpell. 25 : 1. dm = Dorsalmedianus, vr = Ventralrinne, vs = Ventralspalt

Karpellteil hervortritt (Abb. **53**b, d, g, h). Meist entsteht die Plazenta aus den meristematisch gebliebenen Randzonen beiderseits und eventuell unmittelbar unterhalb des Ventralspaltes (Abb. **52**b, c, f–l, **53**b–d), in einigen Verwandtschaftskreisen greift sie aber auch mehr oder weniger weit auf die Innenfläche der Karpelle über (Abb. **53**g) oder sie liegt, vom Rande entfernt, im ascidiaten Abschnitt, manchmal ganz an dessen Grund (Abb. **52**d, e, **55**c). Demgemäß spricht man von einer marginalen, laminalen und basalen Plazenta. Häufig wird eine laminale Plazenta aber auch nur vorgetäuscht, da während oder nach der Ausgliederung der Samenanlagen im angrenzenden voll- oder halbmeristematischen Bereich an der Außenseite der Karpelle eine Art Dickenwachstum einsetzt, das vielleicht mit der Rippenbildung über den Leitbündeln verglichen werden kann (Abb. **53**b, d). Es entstehen so zwei mehr oder weniger stark hervortretende Wülste, die den ursprünglichen, vollmeristematischen Rand mit den jungen Samenanlagen übergipfeln und nach innen in die Ovarhöhle drängen (Abb. **53**b, d). Auch bei basaler Plazenta ist die Samenanlage selten genau zentral, sondern meist deutlich erkennbar an der Ventralseite inseriert (Abb. **55**c).

Indem sich die Ovarwand durch Dilatationswachstum erweitert und der Innenraum entsprechend vergrößert wird, kommen in den plicaten Teilen die Karpellränder oder randnahe Bereiche der Außenseite miteinander in Kontakt, wobei die Epidermen sich, oftmals unter periklinen Teilungen, fest aneinanderlegen und ihre Zellen sich miteinander verzahnen (Abb. **53**b, **54**e, f). Dadurch wird der Zugang zur Ovarhöhle und zu den Samenanlagen durch den Ventralspalt postgenital verschlossen. Bei rein ascidiaten Karpellen geschieht das durch entsprechende Vorgänge an der apikalen Mündung oder durch Verengung und Ausfüllung des Griffelkanals (Abb. **55**c). Auf die Einschließung der Samenanlagen in der Karpellhöhle bezieht sich der Name Bedecktsamige Gewächse oder Angiospermen. Vielfach bleibt die Ventralnaht bis zur Fruchtreife als seichtere oder tiefere Rinne erkennbar, doch kann sie besonders bei fleischigen Früchten völlig unkenntlich werden.

Die Angiospermie hat zur Folge, daß der Pollen nicht bis zu den Samenanlagen gelangen kann, sondern von den Karpellen aufgenommen werden muß. Dies geschieht durch ein besonderes Narbengewebe, das diese Aufgabe auf verschiedene Weise, z. B. durch Ausbildung von mehr oder weniger langen Papillen, charakteristisch gestalteten Fortsätzen (Abb. **54**a, c, d, **55**b, d), Ausscheidung klebriger Stoffe usw. erfüllen kann. Meist bildet es sich adaxial, d. h. an der morphologischen Oberseite des Griffels aus, ist aber oft auf einen bestimmten Bereich an der Spitze, auf die Narbe oder das Stigma beschränkt, wobei nicht selten die adaxiale Seite stark gefördert (Abb. **54**b), bei rein ascidiaten Karpellen eventuell die Mündung nach außen umge-

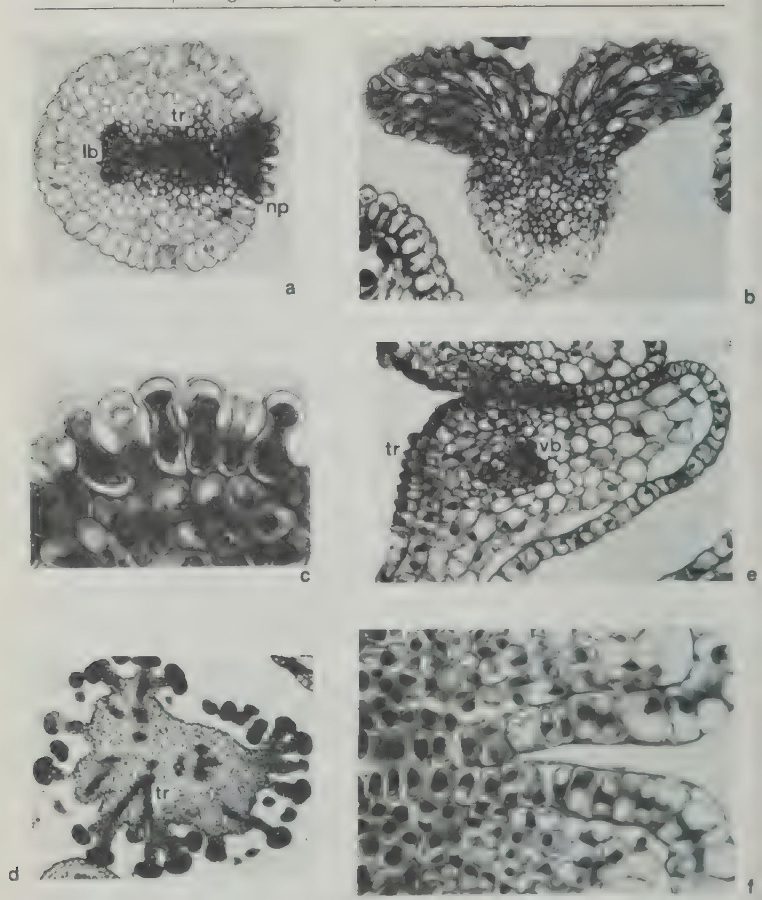


Abb 54 **a)** *Vaccaria pyramidata* Querschnitt durch den Griffel 120 : 1 **b)** *Thalictrum minus* Querschnitt durch den Griffel mit erweiterter Narbenfläche 150 : 1 **c)** *Helleborus foetidus* Narbenpapillen 270 : 1 **d)** *Mirabilis jalapa* Querschnitt durch die Narbenregion mit köpfchenförmigen Emergenzen 40 : 1 **e)** *Caltha palustris* Querschnitt durch den plicaten Ovarteil im Bereich des Ventralspaltes 120 : 1 **f)** *Trollius europaeus* Verzahnung der Epidermiszellen im Ventralspalt 350 : 1 - np = Narbenpapillen tr = Transmissionsgewebe vb = Ventralbündel (d nach K. Huber)

schlagen wird (Abb. 55c). Gelegentlich tritt das Narbengewebe aber auch an der Außen- oder morphologischen Unterseite der Karpelle auf, so z. B. beiderseits des Ventralspaltes an den ungegliederten Karpellen der Degeneriaceen, Winteraceen u. a. (Abb. 55d).

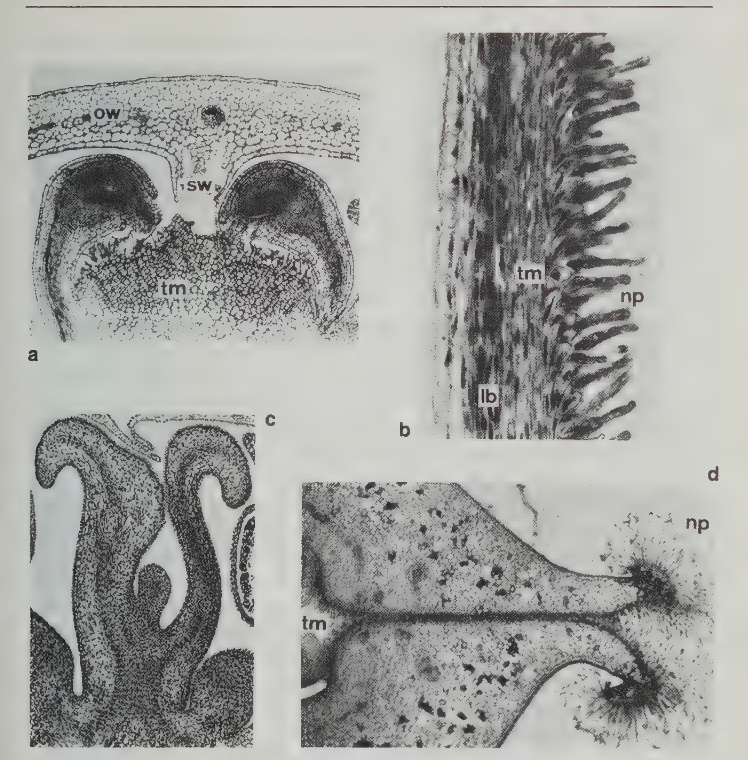


Abb. 55 **a)** *Silene dioica.* Teil eines Querschnittes durch den synascidiaten Ovarteil. In Auflösung begriffene Scheidewand, Mikropylen der Samenanlagen auf das Transmissionsgewebe gerichtet. 45 : 1. **b)** *Polemonium coeruleum.* Griffelteil im Längsschnitt. 150 : 1. **c)** *Berberis vulgaris.* Längsschnitt durch das junge schlauchförmige Karpell. Eine der fast basal stehenden Samenanlagen angeschnitten. 45 : 1. **d)** *Degeneria vitiensis.* Querschnitt durch die Region des Ventralspaltes. Postgenitaler Verschluß, Narbenpapillen an den vorspringenden Kanten. 25 : 1. – lb = Leitbündel, np = Narbenpapillen, ow = Ovarwand, sw = Scheidewand, tm = Transmissionsgewebe.

Der Leitung des wachsenden Pollenschlauches von der Narbe zu den Samenanlagen dient das Transmissionsgewebe. Es entsteht gewöhnlich aus der Epidermis oder unter Beteiligung der darunterliegenden Zellschichten, vielfach unter prokambiumartigen Längsteilungen, so daß sich in bestimmten Teilen des Karpells Gruppen längsgestreckter Zellen mit meist kleinem Durchmesser bilden (Abb. **53**a, b, e, **54**a, d, e, **55**a, b, d). Die Wachstumsrichtung des Pollenschlauches scheint dabei weitgehend durch die Anordnung der Zellen bestimmt zu wer-

den. Im Ovar richten sich meist die Mikropylen der Samenanlagen dem Transmissionsgewebe zu, wobei dieses oftmals lange Papillen hervorbringt, die den Übertritt des Pollenschlauches zu erleichtern scheinen (Abb. **55**a). Besondere Auswüchse an den Karpellen oder Samenanlagen, die zur Überbrückung von Zwischenräumen auf dem Wege des Pollenschlauches dienen, werden als Obturatoren bezeichnet (Abb. **61**b). In einigen Fällen werden auch andere Wege für die Pollenschlauchleitung eingeschlagen, zum Beispiel bilden sich besonders bei laminaler Stellung der Samenanlagen verschleimende Haare, oder es werden entsprechende Substanzen von den Epidermiszellen ausgeschieden, welche die ganze Karpellhöhle ausfüllen können.

Da das Wachstum des Karpells meist an der Dorsalseite einsetzt und dort auch weiterhin am stärksten ist, wird gewöhnlich die Bildung eines Mittelbündels induziert, das als Dorsalmedianus eines der Hauptleitbündel darstellt. In der Regel entstehen zwei weitere randnahe, die Samenanlagen versorgende Hauptleitstränge, die Ventralbündel (Abb. **53**b, **54**e), die sich im ascidiaten Abschnitt des Karpells zu einem Ventralmedianus vereinigen können. In großen Fruchtblättern sind naturgemäß weitere, oftmals zahlreiche, dem Wachstumsmuster entsprechend angeordnete Leitbündel ausgebildet. Andererseits können Reduktionen eintreten, und besonders bei kleinen, zartwandigen und dann meist einsamigen Fruchtblättern kann außer einem die Samenanlage versorgenden Bündel die Leitgewebeentwicklung ganz unterbleiben. Wächst das Karpell von Anfang an auf dem ganzen Umfang nahezu gleichmäßig stark, dann kommt es vor, daß mehrere Leitbündel in der Ovarwand vorhanden sind, von denen sich keines sicher als Dorsalmedianus identifizieren läßt (Abb. **53**h).

Das synkarpe Gynoecium

Wenn, wie bei der großen Mehrheit der Angiospermen, nur wenige Karpelle angelegt werden, dann treten sie meist praktisch auf gleicher Höhe am Scheitel des Vegetationskegels hervor (Abb. **47**a, **48**c). Sind sie in der gleichen Zahl vertreten wie die übrigen Blütenorgane, dann entstehen sie häufig in den Sektoren der Sepalen oder der äußeren Perigonblätter. Fast allgemein trifft das für 3zählige Monokotylenblüten zu (Abb. **112**e, p), dagegen verhalten sich viele Dikotylen abweichend, indem die Fruchtblätter im Petalensektor stehen, und zwar entgegen der Alternanzregel (S. 91) oftmals auch dann, wenn zwei Staubblattkreise vorhanden sind (Abb. **40**a, b). Häufiger als in den anderen Blütenkreisen ist jedoch die Zahl der Organe vermindert, die sich dann in der Regel wieder symmetrisch zur Medianebene der Blüte anordnen (Abb. **40**c, **102**c, **105**t). In einigen Centrospermen-Familien, bei Leguminosen, Berberidaceen, Lauraceen, Prunoideen u. a. wird sogar nur ein einziges Karpell hervorgebracht. Dieses richtet in der

Regel den Ventralspalt oder den ihm entsprechenden Karpellteil zur Hauptachse, der die Blüte entspringt (Abb. **89**c, d).

Entwicklung und Gliederung

Allermeist kommt es bei der Ausgliederung von nur wenigen Karpellen zur Meristemfusion und damit zu kongenitalen Verwachsungen verschiedenen Grades. Aus den Entwicklungsmustern der Einzelkarpelle sowie aus dem Zeitpunkt und dem Ausmaß ihrer Verwachsung ergibt sich eine große Vielzahl synkarper Gynoeciumformen. Es können zunächst die abaxialen Karpellwülste getrennt angelegt werden und sich dann zur adaxialen Seite hin ausdehnen, bis es zur Fusion mit den benachbarten Primordien in den seitlichen und ventralen Bereichen kommt, oder es treten die vereinigten Gynoeciumteile praktisch gleichzeitig mit den dorsalen Bereichen hervor. Oftmals ist aber auch eine Entscheidung für eines der beiden Entwicklungsmuster kaum möglich, weil sich die Karpellprimordien besonders an der Ventralseite nicht eindeutig gegen den Vegetationspunkt abgrenzen lassen (Abb. **48**c, **56**a).

Zweckmäßig kann von frühzeitig geschlossenen Karpellwülsten ausgegangen werden, die im Zentrum und in den angrenzenden seitlichen Bereichen kongenital vereinigt sind (Abb. **57**–A). Die dorsalen Karpellteile, die nur einem der beteiligten Fruchtblätter angehören, bilden dann die Ovarwand, während die kongenitalen Verwachsungszonen zwischen den Karpellen die Scheidewände oder Septen darstellen. Durch gleichmäßiges Längenwachstum in allen Teilen entsteht daraus ein aus ascidiaten Einzelkarpellen zusammengesetztes synascidiates Gynoecium. Bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium können solche rein synascidiaten Strukturen oftmals beobachtet werden (Abb. **56**c, d). Im fertig ausgebildeten Zustand der Blütezeit sind sie dagegen selten; man findet sie näherungsweise wohl nur bei *Nymphaea* und verwandten Gattungen, bei denen der untere Teil zu einem bauchigen Ovar erweitert wird (Abb. **59**a, **72**l). Das Gynoecium besteht demnach aus zwei Abschnitten, die B-III und C-IIIa in Abb. **57** entsprechen.

Gewöhnlich treten aber in der weiteren Entwicklung Änderungen verschiedener Art ein. Durch Förderung der abaxialen und seitlichen Teile werden, wie bei den Einzelkarpellen, die apikalen Mündungen der Karpellhöhlen in eine schräge Lage gebracht. Stellt man in einem solchen Stadium eine Querschnittserie her, so erhält man zuoberst die apokarp oder asymplicat erscheinenden dorsalen Karpellteile (Abb. **56**b–d, **57**-B-I). Etwas weiter unten trifft man die äußeren Teile der Scheidewände, welche die Karpellrücken verbinden, die aber im Zentrum nicht zusammentreffen; es sind die plicaten, ventral offenen Karpellteile zu einem symplicaten Abschnitt vereinigt (Abb. **57**-B-II). Die mehr oder weniger weiten Öffnungen, durch welche die einzelnen Karpellhöhlen miteinander in Verbindung stehen, werden bei fortge-

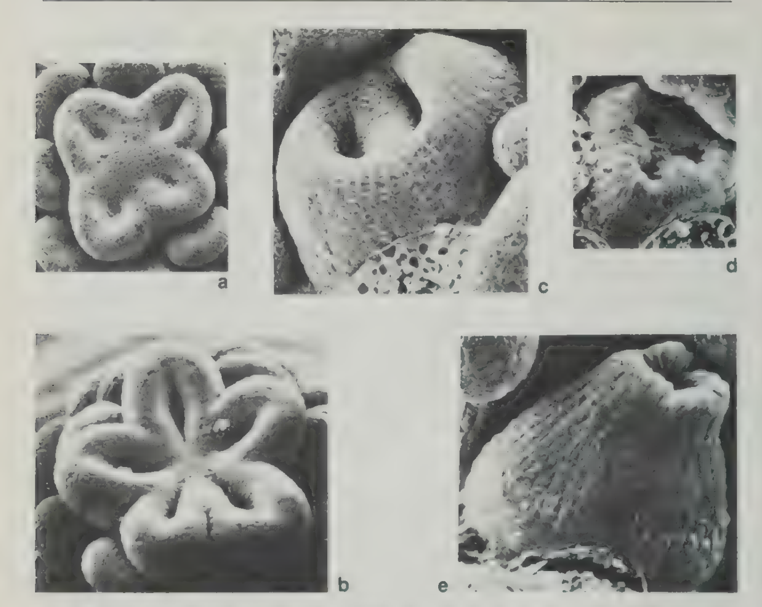


Abb 56 Frühstadien der Entwicklung synkarper Gynoecien **a, b)** *Nigella damascena* a. Synascidiates Stadium. b Entstehung der apokarpen und symplicaten Abschnitte durch Förderung der abaxialen Karpellteile, Ausbuchtung durch Dilatationswachstum in abaxialen Karpellteilen 80 : 1. **c)** *Schizanthus pinnatus* Durch gleichmäßiges Längenwachstum bleibt das synascidiate Stadium längere Zeit erhalten erst später deuten sich der apokarpe und symplikate Abschnitt an 190 : 1. **d, e)** *Zebrina purpusii* Gleichmäßiges Längenwachstum der abaxialen und kommissuralen Karpellteile führt zur Bildung eines fast rein synkarpen Gynoeciums 140 : 1. (c nach K Huber)

setztem dorsalen Wachstum zu vertikalen Ventralspalten. Noch weiter abwärts gelangt man in die synascidiate Region mit getrennten Fruchtfächern (Abb. 57-B-III). In Abb. 58a-c sind die drei Abschnitte am Beispiel eines zweikarpelligen Gynoeciums in einem älteren Stadium während der Ausgliederung der Samenanlagen dargestellt.

Bezüglich der Grenzen zwischen der asymplicaten, symplicaten und synascidiaten Region gilt dasselbe wie für das Einzelkarpell: sie sind nicht durch ihre Entstehungsweise von vornherein festgelegt und sie können auch grundsätzlich nicht eindeutig bestimmt werden (vgl. S. 100) Selbst die Antwort auf die Frage, ob und in welcher Entwicklungsphase ein asymplicater oder symplicater Teil vorhanden ist, hängt davon ab, wie die Lage der Längsachse bei den beteiligten Karpellen angenommen wird. Für beschreibende Zwecke geht man zweckmäßi-

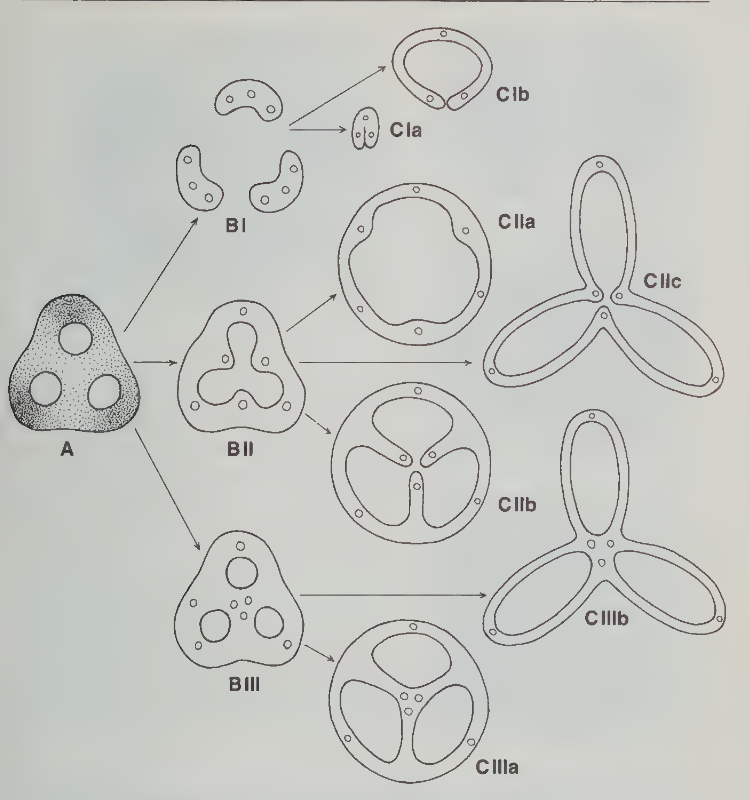


Abb. 57 Entwicklungsmuster synkarper Gynoecien. Als Ausgangspunkt ist ein synascidiates Frühstadium (A) angenommen. Die Gliederung in die drei Abschnitte BI (asymplicat), BII (symplicat) und BIII (synascidiat) erfolgt durch verstärktes Längenwachstum im abaxialen Bereich. Ausmaß und Verteilung des Dilatationswachstums bewirken die weitere Ausgestaltung der drei Abschnitte (Stadium C).

gerweise von Querschnitten aus, die senkrecht zur Längsachse der Blüte liegen.

Je nach den Längenwachstumsrelationen kann im fertig entwickelten Gynoecium jeder der drei Abschnitte gut entwickelt oder wenig bis sehr schwach ausgeprägt sein und sich in wechselndem Maße durch Dilatationswachstum an der Bildung des Ovars beteiligen. Ein häufiger Fall ist der, daß das Ovar aus dem synascidiaten und einem unteren Teil des symplicaten Bereiches besteht und daß sich der Griffel entsprechend aus einer unteren symplicaten und einer oberen asymplica-

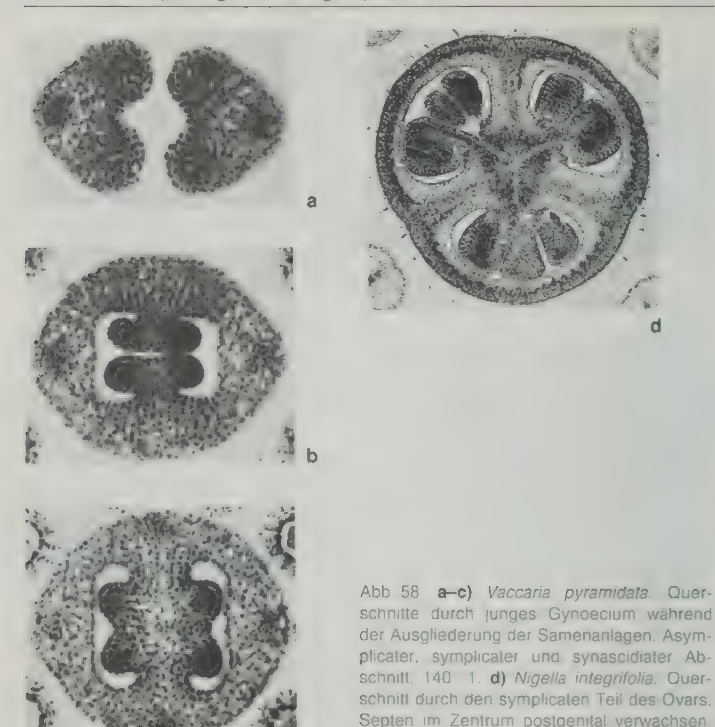


Abb 58 **a–c)** *Vaccaria pyramidata.* Querschnitte durch junges Gynoecium während der Ausgliederung der Samenanlagen. Asymplicater, symplicater und synascidiater Abschnitt. 140 : 1. **d)** *Nigella integrifolia.* Querschnitt durch den symplicaten Teil des Ovars. Septen im Zentrum postgenital verwachsen. 35 : 1 (d nach Lang)

ten (apokarpen) Region zusammensetzt (Abb. **59**b); vielfach ist das Ovar aber auch ganz oder fast ganz synascidiat gebaut (Abb. **59**c). Der apokarpe Teil ist oftmals auf die äußerste Griffelspitze beschränkt und manchmal fehlt er ganz, so daß die Karpelle vollständig miteinander verwachsen sind (Abb. **59**c, h). Häufiger ist der entgegengesetzte Grenzfall, in dem die Griffel bis zur Basis getrennt sind und dem Ovardach einzeln aufsitzen (Abb. **59**d, **79**r, **98**d). Manchmal dehnt sich das Dilatationswachstum auch in die asymplicate Region aus, so daß das Ovar an der Spitze aus freien Karpellteilen besteht (Abb. **59**e, **73**b). Gelegentlich, wenn der synascidiate und symplicate Abschnitt wenig entwickelt sind, geht das sogar so weit, daß das Ovar überwiegend oder fast ganz apokarp zu sein scheint, z. B. bei *Nigella*-Arten, Apocynaceen, Asclepiadaceen u. a. (Abb. **59**f). Wenn man voraussetzt, daß sich synkarpe Gynoecien phylogenetisch aus apokarpen entwickelt haben, könnte man in solchen Fällen vielleicht von „sekun-

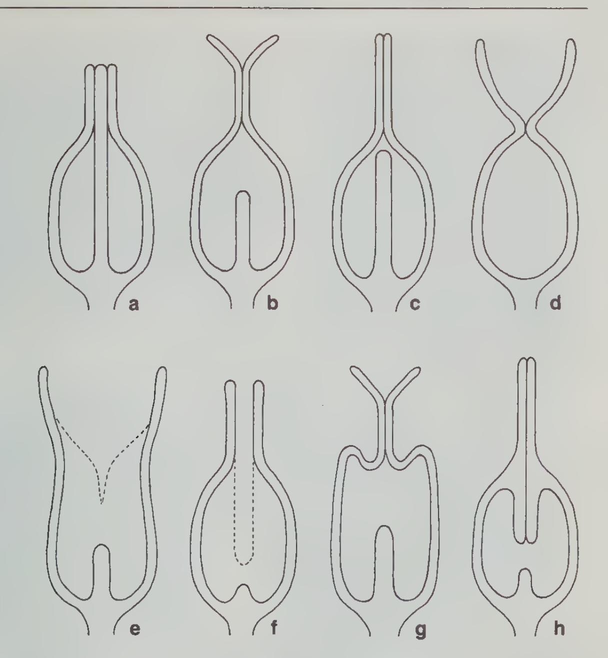


Abb. 59 Formen synkarper Gynoecien. Dargestellt sind idealisierte, durch die Mitte zweier gegenüberstehender Karpelle geführte Längsschnitte. Die synascidiaten Teile sind daher durch die im Zentrum getroffene Scheidewand gegenüber den symplicaten gekennzeichnet. Apokarpe Ovarabschnitte sind durch eine gestrichelte Linie begrenzt.

därer Apokarpie“ sprechen. Allerdings ist es zweifelhaft, ob primäre und sekundäre Apokarpie immer mit hinreichender Sicherheit unterschieden werden können.

Zu beachten ist, daß die Begriffe Ovar oder Fruchtknoten und Griffel sowohl für die Teile des Einzelkarpells als auch für die miteinander vereinigten Teile eines synkarpen Gynoeciums verwendet werden. Dies führt oftmals zu etwas mißverständlichen Angaben, z. B. daß bei synkarpen nur ein, bei apokarpen Gynoecien dagegen mehrere Fruchtknoten vorhanden seien, obwohl die Zahl der Karpelle in beiden Fällen größer als 1 ist und eventuell sogar übereinstimmt.

An asymplicaten Ovarteilen werden die Ventralspalte wie im apokarpen Gynoecium durch postgenitale Verwachsung der Karpellränder geschlossen. Entsprechend kommt es auch im symplicaten Ovarabschnitt vielfach zu einer Verwachsung der Scheidewandränder, so daß postgenital eine vollständige Fächerung entsteht, die unter Umständen

später von einer synascidiaten Struktur kaum noch zu unterscheiden ist (Abb. **58**d). Zum Schutz der Samenanlagen ist der Verschluß der einzelnen Fruchtfächer in einem synkarpen Ovar jedoch nicht erforderlich; in vielen Fällen unterbleibt daher die nachträgliche Verwachsung, und oftmals sind auch die Scheidewände reduziert oder sie fehlen vollständig, so daß die einzelnen Karpellhöhlen weit geöffnet bleiben (Abb. **57**-C-IIa). Ovarien mit undeutlichen Scheidewänden werden oftmals „einfächerig" genannt, was jedoch irreführend ist, da ein Fruchtfach jeweils zu einem Einzelkarpell gehört; besser ist es daher, von einem ungefächerten oder aseptalen Gynoeciumteil zu sprechen. Im symplicaten Griffel ist es die Regel, daß die Ventralrinnen der Einzelkarpelle geöffnet bleiben und zusammen den Griffelkanal bilden (Abb. **57**-B-II); allerdings kann dieser später durch verschiedenartige Wachstumsvorgänge vollständig ausgefüllt werden.

Gynoecien mit überwiegend symplicatem Ovar leiten über zu solchen, bei denen die Querzonen der einzelnen Karpelle überhaupt nicht hervortreten, die also aus epeltaten Karpellen zusammengesetzt sind und daher keine synascidiate Region hervorbringen. Man hat sie oftmals als parakarp bezeichnet und den Begriff synkarp auf solche Gynoecien beschränkt, die zumindest an der Basis vollständig gefächert sind. Dadurch wurde der neue, beide Typen umfassende Oberbegriff coenokarp erforderlich. Sinnvoller erscheint es allerdings, den Begriff der Synkarpie seiner Wortbedeutung entsprechend auf alle Gynoecien mit kongenital verwachsenen Karpellen anzuwenden (S. 98) und Parakarpie lediglich als Grenzfall der Synkarpie aufzufassen. Es sollte hierbei auch berücksichtigt werden, daß, wie schon hervorgehoben wurde, zwischen peltaten und epeltaten Karpellen kein prinzipieller Unterschied besteht und daß demgemäß auch Gynoecien mit und ohne synascidiaten Teil durch Übergangsformen miteinander verbunden sind. So wird zum Beispiel das Pistill bei Solanaceen vielfach zunächst rein symplicat und aseptal angelegt, und erst nachträglich wird die Ovarhöhle durch Bildung von Scheidewänden in zwei meist zum größten Teil vollständig getrennte Fächer unterteilt (Abb. **47**a–c).

Bei verstärktem Dilatationswachstum der Ovarwand kommt es zu einer mehr oder weniger ausgeprägten Vorwölbung der Karpellrücken (Abb. **57**-C-IIc, IIIb, **60**b). In vielen Fällen ist sie aber auch nach oben gerichtet (Abb. **59**g, **93**c); sehr markant ist das zum Beispiel bei *Ochna*, während bei Boraginaceen und Labiaten sogar zwei solcher Aufwölbungen (Klausen) beiderseits der Karpellmitten entstehen (Abb. **60**a, **77**g, **104**n, **105**u, v). Hier wird vielfach wieder der Eindruck erweckt, als sei das Ovar „fast apokarp", da die Einzelkarpelle nur wenig im Zentrum zusammenhängen; tatsächlich handelt es sich jedoch um eine besondere Ausgestaltung eindeutig synkarper Gynoecien, wie u. a. an den kongenital verwachsenen Griffelteilen erkennbar

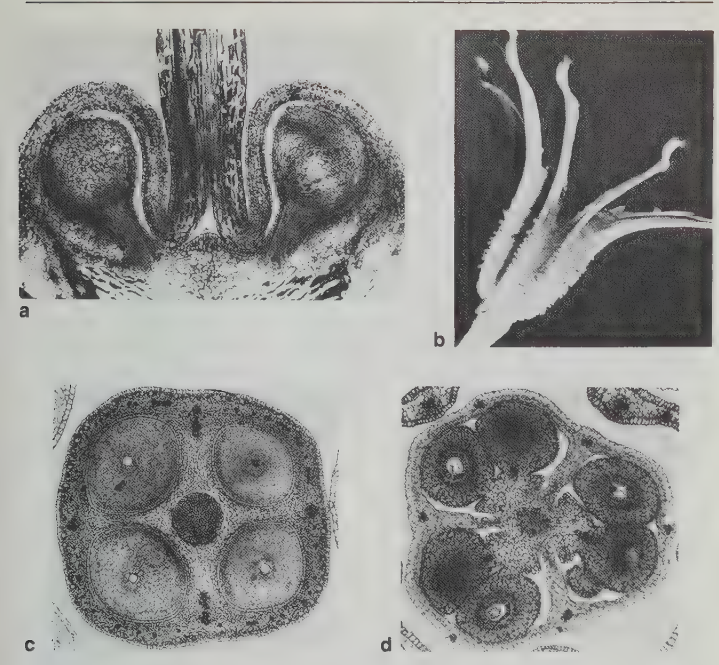


Abb. 60 **a)** *Nonnea lutea.* Ovar und Griffelbasis im Längsschnitt; zwei Klausen mit je einer Samenanlage. Man erkennt die Verbindung zwischen den Ovarhöhlen und dem Griffelkanal. 65 : 1. **b)** *Nigella hispanica.* Reifende Frucht mit vorgewölbten Karpellrücken. **c)** *Mina lobata.* Querschnitt durch den oberen Ovarteil mit Apikalsepten (vgl. Abb. 59h). Im Zentrum der mit Transmissionsgewebe gefüllte Griffelkanal. 35 : 1. **d)** *Gilia multicaulis.* Querschnitt durch den synascidiaten Ovarteil. Die ventralen Karpelleitbündel zu einem zentralen Strang vereinigt. 50 : 1. (b nach Lang).

ist. Geht die Aufwölbung im oberen Ovarteil unter Beteiligung der Kommissuralbereiche vor sich, so entsteht ein die Griffelbasis umgebender Ringwulst. Dieser kann überdies mit dem Griffel kongenital verwachsen, so daß er äußerlich nicht mehr als solcher erkennbar ist. Meistens ist davon die symplicate Ovarregion betroffen, doch wird in den Querschnittbildern durch die Scheidewände, hier Apikalsepten genannt, oftmals eine vollständige Fächerung vorgetäuscht (Abb. **59**h, **60**c, **104**m). Vom normalen synascidiaten Bau sind solche Strukturen durch den im Zentrum befindlichen Griffelkanal unterschieden.

Nicht selten kommt es vor, daß die Zahl der Ovarfächer durch falsche Scheidewände vermehrt oder daß durch sie überhaupt erst eine Fächerung hervorgerufen wird. Falsche Scheidewände entsprechen nicht den

randnahen Karpellteilen, sondern sind Auswüchse auf der Fläche, die sich meist über den Leitbündeln bilden und daher in gewisser Weise mit Blattrippen verglichen werden können. Vorzugsweise entstehen sie über dem Dorsalmedianus und unterteilen eventuell auch die Ovarhöhle von Einzelkarpellen (z. B. *Astragalus)*, z. T. entwickeln sie sich aber auch an anderen Orten. Die falschen Scheidewände der Cruciferen zum Beispiel sind aus zwei Hälften zusammengesetzt, die über den Kommissuralbündeln der beiden Karpelle entspringen (Abb. **63**c).

Kurz erwähnt seien die pseudomonomeren Gynoecien. Sie scheinen aus nur einem einzigen Karpell zu bestehen, doch lassen anatomische Besonderheiten und der Vergleich mit verwandten Taxa auf eine Beteiligung von zwei oder mehr Karpellen schließen. Als Beispiel seien die Urticales genannt, bei denen sich die fortschreitende Reduktion eines Fruchtblattes in einem zweigliedrigen Gynoecium aufzeigen läßt. Nicht immer kann jedoch mit Sicherheit entschieden werden, ob Pseudomonomerie vorliegt; wahrscheinlich zu Unrecht ist sie zum Beispiel für Berberidaceen angenommen worden.

Wie erwartet werden kann, kommen postgenitale Verwachsungen zwischen benachbarten Organen auch im Gynoecium vor. Bemerkenswert sind die Narbenköpfe bei Apocynaceen und Asclepiadaceen, die durch Vereinigung der Spitzen von sonst größtenteils apokarpen Fruchtblättern entstehen (Abb. **103**g, s). Bei Liliaceen und Bromeliaceen kommt es vor, daß sich scheinbar symplicate Griffel und Ovarien aus postgenital verwachsenen apokarpen Karpellteilen zusammensetzen.

Plazentation und Nervatur

Die Lage der Plazenten im synkarpen Gynoecium entspricht der in den Einzelkarpellen, die Samenanlagen sind also vorzugsweise am Karpellrand oder in dessen Nähe befestigt. In symplicaten Ovarregionen mit gut entwickelten Scheidewänden ergibt sich daraus eine zentralwinkelständige Plazenta (Abb. **58**b, d); entsprechendes gilt auch für die synascidiaten Teile, in denen die Samenanlagen den Querzonen, d. h. den kongenital vereinigten Karpellrändern entspringen (Abb. **58**c). Daneben kommt in einigen Verwandtschaftsgruppen auch laminale Stellung der Samenanlagen vor (Abb. **79**c). Sind die Scheidewände unvollständig ausgebildet oder fehlen sie ganz, so geht die zentralwinkelständige in eine wandständige oder parietale Plazenta über (Abb. **79**s). Einen Sonderfall stellt die basale Plazenta dar, die vornehmlich bei einsamigen und meist ungefächerten Gynoecien auftritt. Häufig sitzt die Samenanlage dann zentral, so daß ihre Zugehörigkeit zu einem der beteiligten Karpelle nicht oder höchstens an ihrer Krümmungsrichtung zu erkennen ist (Abb. **61**a, **98**k). Sind mehrere basale Samenanlagen vorhanden, so entspringen sie oft einem vorgewölbten

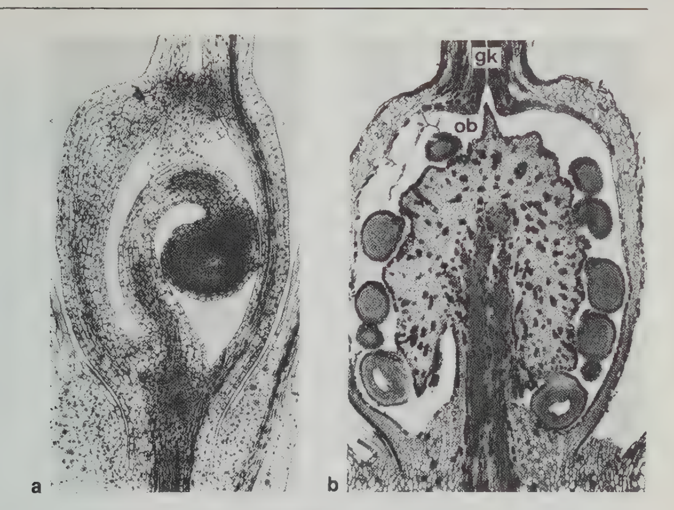


Abb. 61 **a)** *Uebelinia kiwuensis.* Längsschnitt durch das einsamige Gynoecium mit basaler Plazenta. 60 : 1. **b)** *Primula elatior.* Längsschnitt durch das Gynoecium mit freier Zentralplazenta und in den Griffelkanal (gk) ragendem Obturator (ob). 30 : 1.

Plazentarhöcker. In Extremfällen kann dieser weit in den Ovarraum hineinragen und mit zahlreichen, eventuell unregelmäßig oder spiralig angeordneten Samenanlagen besetzt sein (z. B. Primulaceen, Abb. **61**b, **102**p); man spricht dann von einer freien Zentralplazenta.

Hiermit nicht verwechselt werden dürfen einige Sonderfälle der zentralwinkelständigen Plazenta, in denen durch nachträgliche Auflösung der Scheidewände eine freie Zentralplazenta vorgetäuscht wird (z. B. Caryophyllaceen, Portulacaceen, Abb. **55**a). Eine merkwürdige Besonderheit sind die scheinbar parietalen Plazenten bei Cactaceen und verschiedenen Aizoaceen (Abb. **99**b, c, m). Es läßt sich in diesem Fall sagen, daß der Blütenbecher (S. 117) von der Achse gebildet wird, der bei der Ausstülpung die angewachsenen ventralen Teile der Karpelle mitnimmt. Der Dorsalseite der Fruchtblätter gehören daher nur das Ovardach und die Außenseite der Griffel an.

Die Nervatur synkarper Gynoecien ergibt sich aus den Verhältnissen bei den apokarpen Einzelkarpellen. In den Zonen kongenitaler Verwachsung treten aber häufig den benachbarten Organen gemeinsame Kommissuralbündel auf, und im synascidiaten Abschnitt können eventuell alle Ventralbündel oder Ventralmediani zu einem zentralen Strang verschmolzen sein (Abb. **60**d). In entsprechender Weise vereinigen sich oft auch die Transmissionsgewebestränge der miteinander verwachsenen Karpellteile.

Literatur

Bailey, I. W., Swamy, B. G. L. 1951: The conduplicate carpel of Dicotyledons and its initial trends of specialization. – Amer. J. Bot. 32: 373–379.

Capus, G. 1878: Anatomie du tissu conducteur. – Ann. Sci. nat. Bot. 6. sér. 7: 209–291.

Celakovsky, L. 1876: Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. – Abhdl. kgl. böhm. Ges. Wiss. m. n. Cl. VI. 8. 2.

Eber, Erna 1934: Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. – Flora 127: 273–330.

Eckardt, T. 1937: Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynöciums. – Nova Acta Lepold. n. F. 5: 1–112.

Endress, P. K. 1972: Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embryologie und Systematik bei Laurales. – Bot. Jahrb. Syst. 92: 331–428.

Guédès, M. 1965: Remarques sur la notion de carpelle condupliqué. – Bull. Soc. bot. France 112: 54–68. – 1966: Réflexions sur la notion de carpelle pelté. – Beitr. Biol. Pfl. 42: 393–423.

Hanf, M. 1935: Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. – Beih. Bot. Zentralbl. A 54: 99–141.

Hartl, D. 1962: Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. – Beitr. Biol. Pfl. 37: 241–330.

Heslop-Harrison, Y., Shivanna, K. R. 1977: The receptive surface of the Angiosperm stigma. – Ann. Bot. 41: 1233–1258.

Juhnke, Gerda, Winkler, H. 1938: Der Balg als Grundelement des Angiospermengynözeums. – Beitr. Biol. Pfl. 25: 290–324.

Kaul, R. B. 1976: Conduplicate and specialized carpels in the Alismatales. – Amer. J. Bot. 63: 175–182.

Leinfellner, W. 1950: Der Bauplan des synkarpen Gynöciums. – Oesterr. bot. Z. 97: 403–436. – 1951: Die U-förmige Plazenta als Plazentationstyp der Angiospermen. – Oesterr. bot. Z. 98: 338–358. – 1973: Zur Lage des wahren Karpellrandes. – Oesterr. bot. Z. 121: 285–301.

Magin, N. 1977: Das Gynöcium der *Apiaceae*. Modell und Ontogenie. – Ber. dtsch. bot. Ges. 90: 53–66.

Puri, V. 1952: Placentation in Angiosperms. – Bot. Rev. 18: 603–651.

Rohweder, O. 1967: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. – Ber. schweiz. bot. Ges. 77: 376–432.

Sassen, M. M. A. 1973: Submikroskopische Morphologie des Griffelgewebes. – Acta bot. neerl. 22: 254. – 1974: The stylar transmitting tissue. – Acta bot. neerl. 23: 99–108.

Sprotte, K. 1940: Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. – Bot. Archiv 40: 463–506.

Unruh, M. 1939: Die morphologische Deutung des Karpells. – Beitr. Biol. Pfl. 26: 90–124.

Winkler, H. 1941: Verstehen wir das Gynöceum der Angiospermen schon? – Beitr. Biol. Pfl. 27: 242–267.

Verwachsungen zwischen verschiedenen Organen

Kongenitale und postgenitale Verwachsungen können nicht nur zwischen gleichartigen, sondern auch übereinander stehenden verschiedenartigen Organen auftreten. Es ergibt sich aus den ontogenetischen Vorgängen, daß Stamina und Petalen bzw. die inneren Tepalen eines Perigons besonders häufig in stärkerem oder schwächerem Maße kongenital verbunden sind; vor allem bei sympetalen Blüten ist dies eine verbreitete Erscheinung (Abb. **102**n. o, **104**c). Im Extremfall ist

das ganze Staubblatt bis hinauf zur Anthere mit dem Petalum verwachsen.

Darüber hinaus können auch die Sepalen beteiligt sein; es entsteht dann ein krug-, schlüssel- oder mehr tellerförmiger Blütenbecher, dessen Rand die freien oberen Organteile entspringen. Sehr charakteristisch sind solche Bildungen u. a. für verschiedene Rosales- und Myrtales-Familien (Abb. **88**f, h, i). Oftmals wird auch die Bezeichnung Achsenbecher verwendet. Es liegt dem die Annahme zugrunde, daß es sich nicht um die miteinander verbundenen basalen Teile der Blütenphyllome, sondern um Ausstülpungen der Blütenachse handelt. Es muß jedoch bedacht werden, daß es nicht möglich ist, die Grenze zwischen Achsen- und Blattorganen exakt anzugehen. Auch Blütenbecher entstehen im Zusammenhang mit der Ausgliederung von Blütenphyllomen im Übergangsbereich zwischen diesen und der Blütenachse, so daß eine klare Entscheidung für ihre Phyllom- oder Kaulomnatur im allgemeinen nicht gefällt werden kann. Der neutrale Ausdruck Blütenbecher ist daher vorzuziehen.

Ein Gynoecium in seiner ursprünglichen Lage oberhalb des Perianths und des Androeciums wird als oberständig bezeichnet; wird es aber von einem Blütenbecher umgeben, nennt man es mittelständig. Im ersten Fall spricht man auch, da sich Blütenhülle und Staubblätter unter dem Gynoecium befinden, von Hypogynie, im zweiten von Perigynie. Verwachsen auch Blütenbecher und Gynoecium – meist nur das Ovar – miteinander, so kommt es zur Bildung eines unterständigen Gynoeciums oder zur Epigynie, wobei Perianth und Androecium oben auf dem Ovar zu sitzen scheinen (Abb. **73**d, **88**k, **101**l, **102**h). Nicht immer ist das Ovar ganz mit dem Blütenbecher vereinigt; bleibt es im oberen Teil frei, nennt man es halbunterständig (Abb. **73**b). Andererseits kann der Blütenbecher über das Ovar hinaus verlängert sein und manchmal eine ziemlich lange Röhre, das Hypanthium, bilden (Abb. **101**f).

Durch die Verbindung des Androeciums mit Teilen des Gynoeciums, entweder durch kongenitale Verwachsung wie bei den Aristolochiaceen und Orchideen (Abb. **73**k, **113**h) oder durch postgenitale Vereinigung wie bei den Asclepiadaceen (Abb. **103**g, s), entsteht ein Gynostemium.

Literatur

Bunninger, L., Weberling, F. 1968: Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei Myrtales-Familien. I. *Onagraceae*. – Beitr. Biol. Pfl. 44: 447–477.

Bunninger, L. 1972: II. *Myrtaceae*. III. Vergleich mit den *Thymelaeaceae*. – Beitr. Biol. Pfl. 48: 79–156.

Douglas, Gertrud E. 1944/1957: The inferior ovary. – Bot. Rev. 10: 125–186, 23: 1–46.
Leinfellner, W. 1941: Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynöciums an sich. – Bot. Archiv 42: 1–43.
Leins, P. 1972: Das Karpell im ober- und unterständigen Gynoeceum. – Ber. dtsch. bot. Ges. 85: 291–294.

Blütenbiologische Anpassungen

In den vorhergehenden Kapiteln wurde vorwiegend von „typischen" Angiospermenblüten ausgegangen. Als solche werden gewöhnlich von Tieren bestäubte, zoophile Formen angesehen, und mit einiger Wahrscheinlichkeit kann diese Art der Pollenübertragung auch als ursprüngliches Merkmal gelten. Eine besondere Rolle als Bestäuber scheinen seit jeher Insekten gespielt zu haben, anfangs vermutlich vor allem Käfer, heute überwiegend Hymenopteren, Lepidopteren und Dipteren. In den Tropen kommen auch Wirbeltiere, wie Kolibris, Nektarvögel u. a. sowie Fledermäuse als wichtige Blütenbesucher hinzu.

Die Inanspruchnahme von Tieren für den Pollentransport ist an eine Reihe von Voraussetzungen in der Gestaltung der Blüte geknüpft. Von den Petalen bzw. farbigen Tepalen als Schauapparat, der die Aufmerksamkeit der Bestäuber erregt und ihnen den Weg weist, war schon die Rede (S. 4, 89f.). In vielen Fällen können aber auch andere Organe, etwa durch Kontrastfärbungen, zusätzlich beteiligt sein oder die Aufgabe anstelle der Petalen allein übernehmen. Beispiele hierfür sind farbige Filamente besonders bei polyandrischen Blüten oder auch auffällige Antheren (Abb. **71**h, **89**i), Staminodien (hochentwickelt z. B. bei Scitamineen, Abb. **111**f), Griffel (z. B. *Iris*, Abb. **112**n) und sehr häufig die Sepalen (Abb. **71**k, l); bei *Mussaenda* und verwandten Gattungen ein stark vergrößertes Kelchblatt, Abb. **104**b) oder, im Zusammenhang mit der Bildung von Pseudanthien (S. 74), Hochblätter außerhalb der Einzelblüten. Dabei kommt es oft zur Rückbildung und eventuell zum vollständigen Verschwinden der Petalen. Auf die Signalwirkung von Geruchstoffen im Blütenbereich sei kurz hingewiesen; zum Teil werden sie in besonderen Organen oder Organteilen, den Osmophoren, erzeugt.

Eine zweite wichtige Voraussetzung für die Anlockung von Bestäubern ist das Nahrungsangebot in der Blüte. Neben der Produktion von überschüssigem Pollen ist die Abscheidung von Nektar, einer Flüssigkeit, die vor allem Zucker enthält, am weitesten verbreitet. Zuweilen handelt es sich um nur wenig veränderten Phloemsaft, wie er in den Siebröhren transportiert wird, meistens findet aber eine Aufbereitung durch besondere drüsige Gewebe in bestimmten Teilen der Blüte, den Nektarien, statt. Die Sekretion erfolgt häufig durch Saftspalten, die

Spaltöffnungen ähneln (Abb. **62**a, b), deren Schließzellen aber unbeweglich sind. In einigen Fällen wird auch ein ölreiches Sekret abgesondert; man spricht dann von Öldrüsen oder Elaiophoren. Öl kann jedoch nur von bestimmten Apiden ausgebeutet werden.

Nektarien stellen keinen eigenen Organtyp dar, es sind vielmehr entweder Verdickungen, charakteristisch gestaltete Auswüchse und eventuell Sammelbehälter an verschiedenen Teilen der Blüte, oder es werden einzelne Organe vollständig in den Dienst der Nektarproduktion gestellt und entsprechend umgeformt. In Betracht kommen alle Bereiche der Blüte, doch ist eine bestimmte Lokalisation oft für

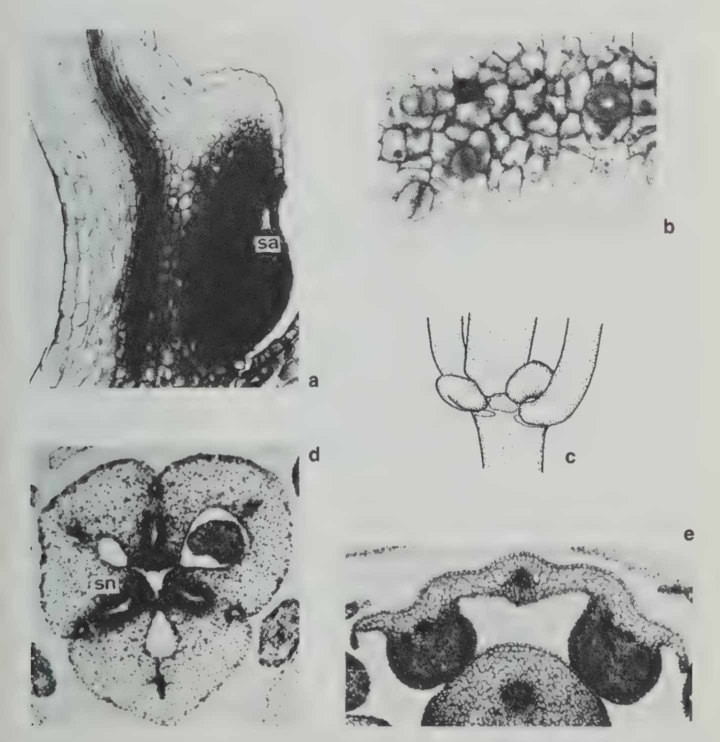


Abb. 62 **a)** *Vaccaria pyramidata*. Längsschnitt durch Staubblattbasis, Nektardrüsengewebe mit Saftspalte (sa). 110 : 1. **b)** *Mina lobata*. Oberflächenschnitt durch Nektardrüse mit Saftspalten; eine Spalte voll entwickelt. 300 : 1. **c)** *Sinapis alba*. Höckerförmige Nektardrüsen auf dem Blütenboden zwischen Staubblättern und Petalen. **d)** *Smilacina racemosa*. Querschnitt durch den oberen Teil des Ovars mit Septalnektarien (sn). 25 : 1. **e)** *Berberis vulgaris*. Querschnitt durch ein Petalum mit Nektardrüsen. 60 : 1.

größere taxonomische Einheiten charakteristisch. So finden sich die Nektarien beispielsweise bei den Magnoliiden vorzugsweise an Perianthblättern oder Staminodien. Besonders bei den Ranunculaceen werden zwischen Kelch und Androecium sehr vielgestaltige und zum Teil hochspezialisierte Nektar- oder Honigblätter ausgebildet, denen eine mehr oder weniger stark modifizierte ascidiate Struktur zugrundeliegt (Abb. **71**b, f, i, m). In einer Reihe von Gattungen haben sie aber auch einen mehr petaloiden Charakter, und bei *Ranunculus* können sie als Petalen mit Nektarschuppen bezeichnet werden (Abb. **71**d). Für Caryophyllaceen und andere Centrospermen sind Nektardrüsen an den oft zu einem Ring vereinigten Filamentbasen typisch (Abb. **62**a), bei Rosaceen, Leguminosen u. a. kleiden sie die Innenflächen der Blütenbecher aus, und in verschiedenen anderen Verwandtschaftsgruppen finden sie sich an der Basis des Gynoeciums (Abb. **93**c). Merkwürdig sind die oftmals tiefen Taschen in den Scheidewänden des Ovars bildenden Septalnektarien, die in einer Reihe von Monokotylen-Familien vorkommen (Abb. **62**d). Weite Verbreitung haben Sporne, das sind kürzere oder längere, manchmal sehr lange, meist zugespitzte Aussackungen besonders der Petalen (Abb. **71**i, k, **105**g, **106**d). In ihnen sammelt sich der Nektar, der im Sporn selbst, manchmal aber auch durch andere Organe erzeugt wird, die in den Sporn hineinragen (z. B. Staubblattanhängsel bei *Viola*, Abb. **79**n, o). Sehr häufig sind ferner scheiben- oder schüsselförmige Verdickungen und Ringwülste auf dem Blütenboden oder dem unterständigen Ovar, die als Discus bezeichnet werden (Abb. **95**k, l, **102**h). In einem weiteren Sinne wird dieser Begriff auch auf die ebenfalls weitverbreiteten höcker-, stift- oder säulchenförmigen Erhebungen auf dem Blütenboden (Abb. **62**c) sowie auf die Auskleidung von Blütenbechern angewendet. In dichtgedrängten Blütenständen und besonders in Pseudanthien können sich auch außerhalb der Blüte, z. B. an den Cyathien von *Euphorbia*-Arten (Abb. **92**o), extraflorale Nektarien bilden.

Nicht immer wird wirklich Nahrung für die Bestäuber bereitgestellt. In den Täuschblumen findet lediglich eine Anlockung durch optische Signale oder durch Geruchstoffe statt. Hochentwickelte Täuschblumen sind *Ophrys*-Arten, deren Blüten bestimmte Insekten imitieren und die Männchen durch die zugehörigen Sexualduftstoffe zu Kopulationsversuchen veranlassen (Abb. **114**b).

Eine dritte wichtige Eigenschaft zoophiler Blüten ist ihre gestaltliche Anpassung an die Körperformen und Verhaltensweisen der Besucher. Dies drückt sich nicht nur in der äußeren Form, sondern auch im Feinbau der Blüte aus. Die Nahrung muß für die bestäubenden Tiere an geeigneter Stelle präsentiert werden. Ferner müssen Staubbeutel und Narben so plaziert sein, daß eine effiziente Pollenübertragung ermöglicht wird. Den jeweiligen Gegebenheiten entsprechend ragen sie weit aus dem Perianth heraus, oder sie liegen am Eingang bzw. tief

verborgen in verengten Teilen der Blütenkrone. Die arttypische Lage ergibt sich meist aus der Länge der Filamente, der Griffel und der Ovarien; sie kann aber auch durch Streckung der Blütenachse zustandekommen. Je nachdem, ob die Verlängerung zwischen Kelch- und Kronblättern, zwischen diesen und den Staubblättern oder unter dem Gynoecium erfolgt, spricht man von einem Anthophor, einem Androphor oder einem Gynophor (Abb. **76**o, **98**d). Die große Fülle der Blütenformen, die im Zusammenhang mit der Bestäubung durch Tiere entstanden ist, läßt sich in den meisten Fällen einer Anzahl von charakteristischen Grundtypen zuordnen, die oft in ganz verschiedenen Verwandtschaftsgruppen wiederkehren.

Als wenig spezialisiert können die mit schüsselförmigem oder flach ausgebreitetem Perianth versehenen Scheibenblumen gelten (z. B. Abb. **70**a–d, **71**a, c, **75**q, **91**b, e, h). Unter ihnen lassen sich die meist relativ großen, vorwiegend polyandrischen Pollenblumen von den durchschnittlich mit weniger Staubblättern ausgestatteten nektarführenden Scheibenblumen unterscheiden. Als Bestäuber kommen sehr verschiedenartige Insekten, vor allem Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren und für die nektarbildenden Blumen auch Lepidopteren in Betracht. Ähnliches gilt für die meist nektarführenden Trichterblumen (Abb. **104**i) und die überhängenden Glockenblumen (Abb. **106**k–m, **112**a), doch kommen hier in relativ vielen Einzelfällen engere Anpassungen an bestimmte Insektengruppen vor.

An die Bestäubung durch Tagfalter sind die Stieltellerblumen angepaßt (Abb. **98**p, **102**n, o). Flach ausgebreitete Kronzipfel sitzen hier einer engen Röhre oder entsprechend zusammenschließenden freien Kronblatteilen auf, so daß der am Grunde der Blüte produzierte Nektar nur langrüsseligen Insekten zugänglich ist. Zygomorph gebaut sind die meist horizontal stehenden Lippenblumen (Abb. **105**r, s, **113**e). Ihre Krone ist in eine Ober- und Unterlippe gegliedert und birgt den Nektar häufig am Grunde einer engen Kronröhre. Pollenüberträger sind in erster Linie Apiden; zum Teil sind komplizierte Bestäubungsmechanismen entwickelt worden (Abb. **105**s). Ebenfalls zygomorph und horizontal orientiert sind die vorwiegend unter den Papilionoideen verbreiteten Schmetterlingsblumen (Abb. **89**n–r). Das Schiffchen dient als Landeplatz und wird durch das Gewicht des Besuchers herabgedrückt, wodurch Staubblätter und Narbe freigelegt oder auch Pump- bzw. Explosionsmechanismen zur Applizierung des Pollens ausgelöst werden. Als Bestäuber kommen vor allem größere Insekten, besonders Apiden, in Frage. Einen Typ besonderer Art stellen die Kesselfallenblumen dar, die sich dadurch auszeichnen, daß sie die besuchenden Insekten vorübergehend am Entweichen hindern, meist bis die Bestäubung vollzogen ist (Abb. **73**g–k, **113**c).

Daß ganze Infloreszenzen die Erscheinung einer einzelnen Blüte annehmen können, wurde schon erwähnt; blütenbiologisch verhalten

sie sich meistens wie Scheibenblumen, oder sie weisen zugleich Eigenschaften der Stieltellerblumen auf, indem der Nektar am Grunde langer, röhrenförmiger Einzelblüten produziert wird (z. B. bei Compositen, Abb. **107**e, g). Einen Sonderfall stellen die bei manchen Myrtaceen, Mimosoideen u. a. vorkommenden Bürstenblumen dar. Sie werden meist von köpfchenförmigen oder walzlichen Blütengruppen gebildet, deren Einzelblüten mit reduziertem Perianth, dafür aber mit langen, borstlich abstehenden, oft auffällig gefärbten Staubfäden und Griffeln versehen sind (Abb. **89**l, **97**l). Erwähnung verdienen ferner die als Kesselfallen ausgebildeten Infloreszenzen mancher Araceen (Abb. **116**c, d).

In den Tropen spielen auch Vögel mit meist langem Schnabel und weit vorstreckbarer Zunge als Pollenüberträger eine wichtige Rolle. Die hieran angepaßten Blütenformen entsprechen im allgemeinen denen der insektenblütigen Gewächse; charakteristisch ist jedoch, daß als Landeplatz nicht die Blüte, sondern benachbarte Zweige, Hochblätter usw. dienen oder daß die Vögel vor den Blüten rüttelnd Nektar saugen (Kolibris). Relativ häufig sind daher schmal-röhrenartige Blütenkronen, wie bei Stieltellerblumen, die aber keinen ausgebreiteten Kronensaum besitzen (Abb. **110**o). In einer Reihe von Fällen treten Fledermäuse als Bestäuber auf. Voraussetzungen hierfür sind u. a. eine genügend robuste Ausbildung der Blüten oder Blütenstände, nächtliche Entfaltung und reichliche Produktion von Nektar oder Pollen; als Beispiel können *Musa*-Arten genannt werden.

Die meisten zoophilen Blüten sind zwitterig, sie besitzen also funktionsfähige Staub- und Fruchtblätter. Vielfach finden sich daher besondere Einrichtungen, durch die eine Selbstbestäubung verhindert oder wenigstens erschwert wird. Manchmal wird das schon allein durch die Lage der fertilen Organe in der Blüte erreicht. In vielen Fällen sind auch die männlichen vor den weiblichen Organen voll entwickelt oder umgekehrt; man unterscheidet danach zwischen proterandrischen (Abb. **87**e, f, **106**k–m) und proterogynen Blüten. Eine gewisse Wirkung hat ferner die Heterostylie, bei der zwei verschiedene Blütenformen auftreten: solche mit langem Griffel und kurzen Staubblättern und umgekehrt solche mit kurzem Griffel und langen Staubblättern (z. B. *Primula*, Abb. **102**n, o). Manchmal kommt sogar Tristylie vor, d. h., Griffel und Staubblätter treten in drei verschiedenen Längen auf (z. B. *Lythrum salicaria*).

Andererseits gibt es vielfältige Einrichtungen, die neben der Fremdbestäubung auch eine Selbstbestäubung oder Autogamie ermöglichen, und bei manchen Arten und Artengruppen ist diese sogar vorherrschend. Gelegentlich werden außer den normalen Blüten auch solche entwickelt, die von vornherein für die Eigenbestäubung bestimmt sind und deren Blütenhülle sich nicht öffnet; man bezeichnet sie als kleisto-

gam (z. B. *Viola mirabilis, Lamium amplexicaule)*. Ist hierbei zwar der Genaustausch mit anderen Individuen unterbunden, so erfolgt doch immerhin eine Neukombination der Gene. In einer Reihe von Sonderfällen ist aber auch dies ausgeschlossen, da die Embryonen direkt aus diploiden Zellen der Samenanlagen hervorgehen, so z. B. bei *Rubus*- und *Taraxacum*-Arten; trotz der scheinbar normalen Frucht- und Samenbildung handelt es sich demnach um eine Form der vegetativen Vermehrung (Apomixis).

Da die Wahrscheinlichkeit, daß der Pollen an den richtigen Ort transportiert wird, bei zoophilen Blüten ziemlich groß ist, genügt es, eine relativ geringe Pollenmenge zu produzieren; ferner ist eine klebrige Beschaffenheit zweckmäßig, damit, wenn ein Besuch stattfindet, gleich mehrere oder viele Pollenkörner befördert werden können. Im Extremfall (Orchideen, Asclepiadaceen) ist die gesamte Pollenmasse einer Theke zu einem Pollinium verklebt (Abb. **103**t, **114**g). Da der Pollen an bestimmten Körperteilen der Bestäuber abgeladen wird, genügt meist eine begrenzte Narbenfläche, um ihn aufzunehmen. Weiter ist es sinnvoll, daß die Zahl der befruchtungsfähigen Samenanlagen groß ist, sei es daß vielsamige Ovarien oder zahlreiche einsamige Einzelkarpelle ausgebildet oder eventuell auch viele einsamige Blüten in einem Pseudanthium vereinigt werden.

Eine beträchtliche Zahl der Angiospermen ist zur Anemophilie, d. h. zur Pollenübertragung durch den Wind übergegangen. Neben zahlreichen Einzelfällen in vorwiegend zoophilen Verwandtschaftsgruppen sind darunter auch verschiedene größere Einheiten, wie die Fagales, Graminales, Cyperales u. a. Wie erwartet werden kann, ist auch die Windbestäubung mit zahlreichen Besonderheiten der Blüten verbunden, die sich vielfach schon aus dem ableiten lassen, was über die Zoophilie gesagt worden ist.

Ein Schauapparat ist nicht vonnöten, die Blüten sind daher gewöhnlich unscheinbar, es besteht eine ausgesprochene Tendenz zur Apetalie und es sind keine anderen Organe ersatzweise petaloid entwickelt. Ebenso erübrigt sich die Ausscheidung von Geruchstoffen und die Ausbildung von Nektarien oder anderen Futterquellen. Häufig sind windbestäubte Blüten eingeschlechtig. Treten männliche und weibliche Blüten an der gleichen Pflanze auf, nennt man sie einhäusig oder monoezisch. Bei zweihäusigen oder dioezischen Arten bildet dagegen ein Individuum nur jeweils Blüten mit Staubblättern oder solche mit Fruchtblättern aus. Vorrichtungen zur Vermeidung von Selbstbestäubung sind im letzten Fall naturgemäß nicht erforderlich.

Um die bei Windblütern nicht gezielt, sondern rein zufällig erfolgende Bestäubung sicherzustellen, werden sehr große Pollenmengen erzeugt. Diese sind nicht klebrig, sondern ausgesprochen trocken und pulverig, so daß sie sich möglichst fein und gleichmäßig verteilen können.

Typisch sind ferner aus der Blüte heraustretende, hängende und im Wind leicht bewegliche Staubblätter oder entsprechend gestaltete männliche Infloreszenzen, wie die Kätzchen der Fagales, Juglandales usw. (Abb. **86**a, b, k, **95**n, **109**h, i). Die Narben der meist in deutlich geringerer Zahl vorhandenen und häufig aufrechtstehenden weiblichen Blüten sind ebenfalls frei sichtbar und relativ groß, und oftmals wird die Oberfläche durch lange haarförmige Papillen stark vergrößert (z. B. Gramineen, Abb. **109**i, k). Da die Pollenkörner einzeln auf die Narben gelangen, ist es zweckmäßig, nur eine Samenanlage in jeder Blüte auszubilden. Auch dort, wo mehrere Samenanlagen hervorgebracht werden, entwickelt sich in der Regel nur eine zum reifen Samen.

Literatur

Cammerloher, H. 1931: Blütenbiologie. – Berlin.

Daumann, E. 1970: Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. – Feddes Rep. 80: 463–590.

Faegri, K., v. d. Pijl, L. 1979: The principles of pollination ecology. – Oxford, New York. 3. ed.

Kirchner, O. 1911: Blumen und Insekten. – Leipzig, Berlin.

Knuth, P. 1895/1905: Handbuch der Blütenbiologie I–III. – Leipzig.

Kugler, H. 1970: Einführung in die Blütenökologie. – Stuttgart. 2. Aufl.

Percival, M. S. 1965: Floral biology. – Oxford.

Porsch, O. 1924/29: Vogelblumenstudien. – Leipzig.

Sprengel, C. K. 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur. – Berlin.

Vogel, S. 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. – Bot. Studien 1. – 1962: Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. – Akad. Wiss. Lit. Mainz. Wiesbaden. – 1974: Ölblumen und ölsammelnde Bienen. – Trop. subtrop. Pflanzenwelt 7. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Wiesbaden.

Früchte, Samen, Verbreitungsmittel

Während sich nach der Blütezeit aus den befruchteten Eizellen die Embryonen und schließlich die Keimlinge entwickeln, bilden sich die Samenanlagen zu reifen Samen und die Karpelle, vor allem die Ovarien, zu Früchten um. Die übrigen Blütenteile werden abgestoßen oder sie vertrocknen, soweit ihnen nicht besondere Aufgaben, wie Schutz oder Verbreitung der Früchte, zufallen. Verbreitungseinheiten oder Diasporen sind entweder die einzelnen Samen oder die ganzen Früchte mit den darin eingeschlossenen Samen und eventuell anderen akzessorischen Blütenorganen. Manchmal werden auch ganze Fruchtstände oder Teile davon verbreitet, man spricht dann von Synaptospermie; ein bekanntes Beispiel sind die Klettfrüchte der Gattung *Arctium*, die aus einem Compositen-Pseudanthium entstehen. Im Falle der echten Viviparie keimen die meist einsamigen Früchte

bereits an der Mutterpflanze aus. Bei verschiedenen Mangrovepflanzen entwickeln sie sich zu ansehnlichen Keimpflanzen (Abb. **101**b), ehe sie sich ablösen und durch das Wasser verbreitet werden.

Als Anpassung an die verschiedenen Möglichkeiten des Transportes und zum Schutz der lebenswichtigen Teile haben Früchte und Samen eine außerordentliche Formenvielfalt entwickelt, die der bei den Blüten nicht nachsteht. Im wesentlichen lassen sich die folgenden Haupttypen unterscheiden:

Mehrsamige Trockenfrüchte. Die Fruchtwand dient vorwiegend dem Schutz der sich entwickelnden Samen, die in der Regel bei der Reife aus der sich öffnenden Frucht entlassen werden. Bei einzelnen Fruchtblättern oder den Karpellen apokarper Gynoecien mit ganz oder teilweise plicatem Ovar trennen sich häufig die postgenital verwachsenen Karpellränder, die Samen werden also durch den wiederhergestellten Ventralspalt entlassen. Solche Früchte nennt man Bälge oder Follikel (Abb. **63**a, **70**l). Es können sich aber auch neue Trenn- oder Dehiszenzlinien ausbilden. Hier ist vor allem die Hülse der Leguminosen zu nennen, die zusätzlich zum Ventralspalt auch an der Dorsalseite aufspringt, so daß das Karpell in zwei Klappen zerfällt (Abb. **63**b, **90**f). Ähnliches ist auch bei *Magnolia* der Fall, doch liegen dort die reifen Karpelle mit der Ventralseite der Blütenachse an; die Samen treten daher an der Dorsalseite aus (Abb. **68**b). Synkarpe, sich öffnende Trockenfrüchte heißen Kapseln. Sofern der obere Ovarteil asymplicat gebaut ist, verhalten sich die Karpelle in diesem Bereich oftmals wie

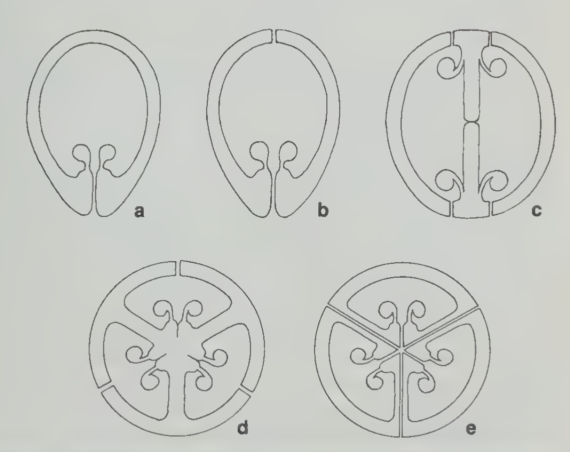


Abb. 63 Mehrsamige Trockenfrüchte, schematisch. **a)** Balg. **b)** Hülse. **c)** Schote. **d)** Loculicide Kapsel. **e)** Septicide Kapsel.

Bälge (z. B. *Saxifraga, Nigella*); bei vollständig synkarpen Ovarien sind dagegen neugebildete Dehiszenzlinien erforderlich. Sehr häufig sind loculizide Kapseln, bei denen jedes Karpell an der Dorsalseite geöffnet wird (Abb. **63**d, **79**p, **111**c). Septizide Kapseln zeichnen sich durch Dehiszenzlinien an den Kommissuren aus. Wenn die Scheidewände fehlen oder wenig entwickelt sind, wird dadurch der Weg für die Samen auf einfache Weise frei. Es kommt aber auch vor, daß wohlentwickelte Scheidewände gespalten und dadurch die Einzelkarpelle voneinander getrennt werden. Diese öffnen sich am Ventralspalt (Abb. **63**e) oder durch Ablösung der Scheidewände von der zentralwinkelständigen Plazenta.

Dehiszenzlinien, die sich nur über einen kleinen oberen Teil des Ovars erstrecken, bewirken die Entstehung von Kapselzähnen (Abb. **98**c). Manchmal werden auch nur kleine Löcher in der Ovarwand ausgestanzt, oder eine transversale Dehiszenzlinie trennt das Ovardach ab; man spricht dann von Loch-, Poren- bzw. Deckelkapseln (Abb. **75**p). Als Sonderfall der Lochkapsel läßt sich die Schote auffassen. Es bilden sich hier Dehiszenzlinien beiderseits der Kommissuren, die am oberen und unteren Ende des Ovars über die Karpellrücken verbunden sind. Bei der Reife werden daher die dorsalen Karpellteile als Klappen abgelöst, während die Kommissuralbereiche als Replum stehenbleiben (z. B. Papaverales, Capparales, Bignoniaceen, Abb. **63**c, **74**-B-IVe, **74**-C-IVk, **75**d, i, k).

Die Samen sind zum Schutz des Keimlings gewöhnlich mit einer festen bis sehr harten Samenschale oder Testa versehen, die sich aus den Integumenten oder einzelnen ihrer Zellschichten, manchmal auch aus dem Nucellus oder gar aus den äußeren Schichten des Endosperms entwickelt. Oftmals ist die Oberfläche der Samen vergrößert, um die Verbreitung durch den Wind zu begünstigen. Dies kann durch Ausbildung häutiger Flügel oder eine starke Abflachung des ganzen Samens geschehen (Abb. **105**l). Eine andere Möglichkeit sind lange Flughaare, die an der Oberfläche der Samen hervorgebracht werden (Abb. **79**l, **101**k). Besonders merkwürdig ist der Flugapparat einiger Bromeliaceen-Gattungen, dessen Stiel und Schirm aus dem stark verlängerten äußeren Integument entstehen (Abb. **110**q). Auch durch sehr geringe Größe der Samen, zum Beispiel bei Orchideen, wird die Verfrachtung durch den Wind erleichtert.

Besondere Anpassungen der Samen an die Verbreitung durch Tiere bestehen u. a. in der Ausbildung nährstoffreicher, oft ölhaltiger Anhängsel, der Elaiosomen, einer zusätzlichen fleischigen Hülle, des Arillus oder Samenmantels (Abb. **68**f, **82**a), manchmal auch der Umwandlung des Integuments in eine fleischige Sarcotesta. Sehr oft dienen die nährstoffreichen Embryonen oder das Endosperm bzw. Perisperm (S. 139f.) den Tieren als Nahrung; die Verbreitung erfolgt

dann dadurch, daß ein Teil der Samen verloren oder irgendwo vergessen wird. Schließlich kann die Ausbreitung der Samen auch durch sehr verschiedenartige Schleudermechanismen gefördert werden, die teils durch Eintrocknung, teils durch Berührung hochturgeszenter, unter Spannung stehender Gewebe ausgelöst werden (Abb. **91**c, f, p, q, **105**m).

Einsamige Trockenfrüchte. Eine Öffnung zwecks Verteilung der Samen ist hier nicht erforderlich, es handelt sich daher in der Regel um ein- oder mehrkarpellige Schließfrüchte. Bis zur Keimung übt die Fruchtwand die Schutzfunktion aus, indem sie oder ihre äußeren Schichten erhärten, so daß die Samen keine verstärkte Testa benötigen und vielfach sehr zartwandig bleiben. Ebenso befinden sich eventuell vorhandene besondere Verbreitungsmittel, wie Flügel, Flughaare, Widerhaken usw., an der Fruchtwand oder am Griffel (Abb. **83**b, **91**i). Schutz und Verbreitung können aber auch vom Kelch, dem Blütenbecher oder den Hochblättern übernommen werden (Abb. **77**i, **86**g, i, **98**c), was dann oft zur Folge hat, daß auch die Fruchtwand nicht erhärtet. In verschiedenen Familien mit unterständigem Gynoecium wird der Kelch zum Flugschirm, so bei Compositen und Valerianaceen als federiger Pappus (Abb. **106**f, **107**h, i), bei Dipsacaceen als häutiger Außenkelch (Abb. **106**i).

Die typische einsamige Schließfrucht ist eine Nuß (Abb. **86**h, q, s); tritt jedoch eine teilweise oder vollständige Verwachsung zwischen Same und Frucht ein, so spricht man von einer Achäne (z. B. Compositen) bzw. einer Karyopse (Gramineen, Abb. **110**c). Hierher gehören auch die einsamigen Einzelkarpelle, die in größerer Zahl aus einer Blüte mit apokarpem Gynoecium hervorgehen und oft als Nüßchen bezeichnet werden (Abb. **70**h, **88**m, n, p), ferner die Spaltfrüchte, bei denen ein synkarpes Gynoecium in zwei oder mehr einsamige Teilfrüchte zerfällt (Abb. **95**m, **102**e).

Beeren. Die Karpelle bilden bei der Reife ein weiches, oft auffällig gefärbtes Fruchtfleisch, das von Tieren gefressen wird. Da diese die Früchte zerkleinern oder unzerteilt verschlucken, fehlen Öffnungs- und Schleudermechanismen (Abb. **71**o, **104**r). In jeder Frucht ist in der Regel eine größere Zahl von Samen enthalten, die wie bei den vielsamigen Trockenfrüchten eine widerstandsfähige Samenschale benötigen, besonders in den Fällen, in denen sie den Verdauungstrakt der Tiere passieren müssen. Weiterer Verbreitungseinrichtungen an den Samen bedarf es nicht.

Steinfrüchte. Ökologisch sind sie ein- oder wenigsamigen Beeren vergleichbar, die Samenschale bleibt jedoch zart, da der schützende „Stein" von den inneren Karpellteilen gebildet wird (Abb. **88**q). Die Fruchtwand besteht demnach aus drei Gewebezonen: dem häutigen Exokarp, dem fleischigen Mesokarp und dem meist sehr harten Endo-

karp. Die Steine, von denen meist nur einer, seltener zwei oder mehr in der Frucht enthalten sind, verhalten sich nach Entfernung des Fruchtfleisches wie Nüsse und umschließen meist einen einzigen reifen Samen. Bei apokarpen Gynoecien können mehrere bis viele Seinfrüchte aus einer Blüte entstehen (Abb. **88**o).

Scheinfrüchte. Hierunter werden vornehmlich fleischige, beerenartige Bildungen verstanden, die nicht aus den Karpellen, sondern aus anderen Blütenorganen, z. B. aus der Blütenachse (Abb. **88**n), dem Blütenbecher (Abb. **88**p), den Perianthblättern oder sogar Organen außerhalb der Blüte hervorgehen (Abb. **83**o, **94**p). In einem weiteren Sinne könnten alle Fälle einbezogen werden, in denen Schutz- und Verbreitungseinrichtungen nicht von den Karpellen gebildet werden. Genau genommen betrifft das auch die aus unterständigen Gynoecien entstehenden Früchte, da der Blütenbecher mitbeteiligt ist. In der Tat wird manchmal zwischen oberständigen und unterständigen Beeren (z. B. *Ribes*, Abb. **87**k, *Malus*, Abb. **88**r) oder Baccae und Uvae unterschieden. Konsequenterweise müßten dann auch unterständige Kapseln (z. B. bei Orchideen, Abb. **113**i), Schließ- und Spaltfrüchte (Compositen, Abb. **107**h, i, Umbelliferen, Abb. **102**e) besonders bezeichnet werden, doch ist dies nicht üblich, wie auch der Begriff der Scheinfrucht in diesem Zusammenhang nicht gebräuchlich ist.

Literatur

Baumann-Bodenheim, M. G. 1954: Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen. – Ber. schweiz. bot. Ges. 64: 94–112.

Bresinsky, A. 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltstoffe der Elaiosomen. – Bibl. Bot. 126: 1–54.

Kapil, R. N., Bor, J., Bouman, F. 1980: Seed appendages in Angiosperms. I. Introduction. – Bot. Jahrb. Syst. 101: 555–573.

Kozlowski, T. T. (ed.) 1972: Seed biology 1–3. – New York, London.

Netolitzky, F. 1926: Anatomie der Angiospermensamen. – Handb. Pfl. Anat. 10. – Berlin.

Pijl, L. v. d. 1972: Principles of dispersal in higher plants. – Berlin, Heidelberg, New York. 2. ed.

Roth, Ingrid 1977: Fruits of angiosperms. – Handb. Pfl. Anat. X. 1. – Berlin, Stuttgart.

Stopp, K. 1950: Karpologische Studien I–III. – Abhdl. Akad. Wiss. Lit. Mainz m.-n. Kl. 7.

Ulbrich, E. 1928: Biologie der Früchte und Samen. – Berlin.

Winkler, H. 1939: Versuch eines „natürlichen" Systems der Früchte. – Beitr. Biol. Pfl. 26: 201–220. – 1940: Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems. – Beitr. Biol. Pfl. 92: 92–130.

Embryologie der Angiospermen

Wie für fast alle andern Pflanzengruppen ist auch für die Angiospermen ein Generationswechsel charakteristisch, wobei sich diploide Sporophyten und haploide Gametophyten abwechselnd folgen. Allerdings ist bei den Angiospermen die gametophytische Generation extrem reduziert und – wie auch schon bei den Gymnospermen und einem Teil der Pteridophyten – heterotroph. Nur in Form der winzigen Pollenkörner wird der männliche Gametophyt vorübergehend an die Außenwelt entlassen. Dagegen vollzieht sich die ganze Entwicklung des weiblichen Gametophyten verborgen innerhalb der Mutterpflanze, in welcher schließlich auch der Embryo gebildet wird.

Die Embryologie der Angiospermen befaßt sich nun nicht nur mit der Entwicklung des Embryos, sondern auch mit den ihm vorangehenden Gametophyten und geht sogar noch weiter zurück bis zu den vorbereitenden Phasen für die Meiose. Damit sind auch die beiden Übergänge von einer Generation zur andern darin miteinbegriffen: von der sporogenen Zelle zu den Sporen und von den Gameten zur Zygote.

Männliche Organe

Bau und Funktion der Theken zur Blütezeit

Zur Blütezeit öffnet sich jede Theke eines Staubblattes durch einen Längsschlitz entlang dem Stomium, einem kleinzelligen Bereich der Thekenwand zwischen den beiden Pollensäcken. Da auch die Scheidewand zwischen den Pollensäcken degeneriert, werden die Pollenkörner beider Pollensäcke gemeinsam durch diesen Schlitz freigegeben (Abb. **64**c). Die Öffnung wird durch die als Faserschicht oder Endothecium bezeichnete subepidermale Zellschicht der Pollensackwände bewirkt. Hier enthalten die Zellen spangenförmige, verholzende Wandverdickungen (Abb. **49**c, **64**d). Bei der Antherenreife kommt es durch Turgorabnahme zu Gewebespannungen, die ein Aufreißen und Zurückkrümmen der Thekenwände zur Folge haben. Seltener differenzieren sich anstelle von Längsschlitzen Poren oder kompliziertere Öffnungsmechanismen.

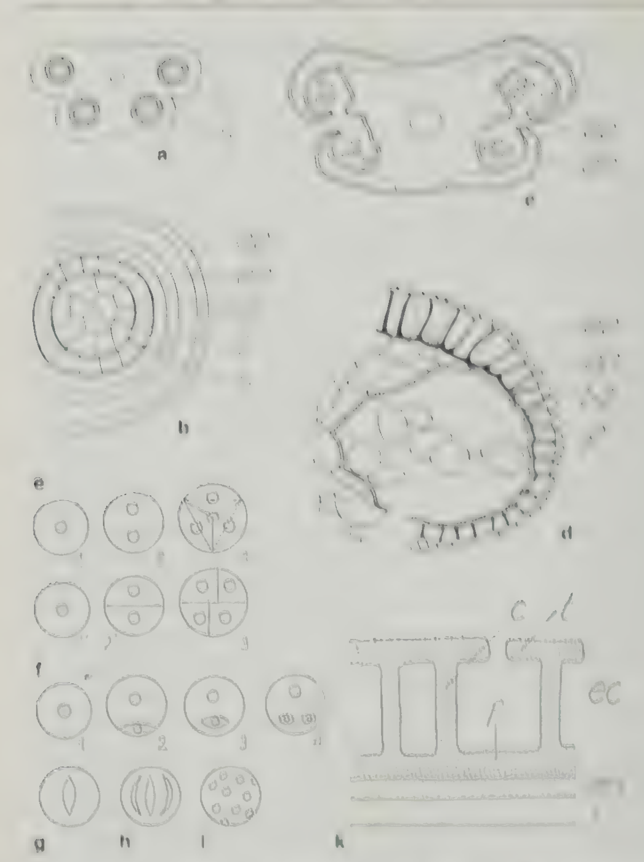


Abb. 64 Bau und Entwicklung von Anthere und Pollen. – **a–d)** Antherenentwicklung, Querschnitte (s sporogenes Gewebe, t Tapetum, z Zwischenschichten, en Endothecium, ep Epidermis). a–b Stadium mit sporogenem Gewebe. a Übersicht. b Einzelner Pollensack, Schema der Zellschichten. c–d) Reife, sich öffnende Anthere von *Magnolia kobus* (Bezeichnungen wie a–b). **e)** Meiosetypen: 1–3 simultane, 1'–3' sukzedane Tetradenbildung. **f)** Entwicklung des männlichen Gametophyten: 1 Mikrospore, 2–3 zweizelliges, 4 dreizelliges Stadium. **g–i)** Reife Pollenkörner mit verschiedenen Aperturtypen: g monosulcat (Polaransicht), h tricolpat (Äquatorialansicht), i polyporat. **k)** Aufbau der Pollenwand (Sporoderm) (i Intine, en Endexine, ec Ectexine, f Fußschicht, c Columella, t Tectum)

Entwicklung der Pollensäcke

Im Zentrum der werdenden Pollensäcke differenziert sich das Archespor, das sich wie ein normales Meristem lichtmikroskopisch durch größere Zellkerne und Nucleoli sowie geringere Vakuolisierung von der Umgebung abhebt. Seine Zellen können sich zunächst noch mitotisch teilen. Noch vor der Meiose beginnt sich rings um das Archespor herum eine Zellschicht zum Tapetum zu differenzieren. Der gesamte Stoffaustausch zwischen dem Archespor und seiner Nachbarschaft wird somit durch das Tapetum vermittelt.

Ist ein gewisser Entwicklungszustand erreicht, so tritt das Archespor in die meiotische Prophase ein. Von diesem Zeitpunkt an wird es als sporogenes Gewebe bezeichnet (Abb. **64**a). Im Gegensatz zum Archespor können sich demnach seine Zellen nicht mehr mitotisch teilen. Bemerkenswert dabei ist die exakte Synchronie aller Zellen eines Pollensackes. In dieser Phase obliterieren die Plasmodesmata an der Grenze zwischen dem sporogenen Gewebe und dem Tapetum sowie zwischen dem Tapetum und seiner Umgebung. Beide Gewebe werden dadurch zytoplasmatisch voneinander und von der Umgebung isoliert. Und daran anschließende De- und Redifferenzierung von Zellorganellen sowie Reduktion und Wiederanstieg des RNA-Gehaltes sind Ausdruck einer drastischen Reorganisation im Zytoplasma. Dadurch erreicht also schon jetzt das Gewebe, das später zur neuen Generation beiträgt, seine zytoplasmatische Eigenständigkeit. Andererseits jedoch werden die zytoplasmatischen Verbindungen *innerhalb* des sporogenen Gewebes und *innerhalb* des Tapetums intensiviert: Die Plasmodesmata werden durch breite Plasmakanäle ersetzt, deren Querschnittsfläche bis 70mal größer sein kann, und die im Gegensatz zu den Plasmodesmata auch lichtmikroskopisch sichtbar sind. Tapetum und sporogenes Gewebe bilden somit in dieser Phase ein ausgeprägtes Syncytium.

Während der meiotischen Prophase beginnen sich die Zellwände des sporogenen Gewebes durch Calloseanlagerungen zu verdicken. Gegen das Ende der ersten meiotischen Teilung wird die Calloseanlagerung so intensiv, daß die zytoplasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen verschwinden. Damit ist nun jede sporogene Zelle (bzw. Dyade) von der Umgebung zytoplasmatisch isoliert. Bei diesem Abbruch der zytoplasmatischen Verbindungen verliert sich auch die exakte Synchronie aller Zellen. *Eine* Funktion der Plasmakanäle scheint demnach die Aufrechterhaltung der freilich schon vor ihrer Bildung erreichten Synchronie zu sein.

Das Tapetum macht während der Meiose, in seiner Funktionsphase, ebenfalls drastische Änderungen durch. Es differenziert sich wie ein sekretorisches Gewebe. Der DNA-Gehalt seiner Zellen nimmt stark zu. Es entstehen entweder mehrkernige Zellen (häufig zweikernige,

bei gewissen Pflanzengruppen aber auch bis zu 16kernige) oder polyploide Kerne oder solche mit polytänen Chromosomen. Man spricht dabei von mehrkernigem oder einkernigem Tapetum. Bemerkenswert ist auch, daß die Zellwände an der Grenze zum sporogenen Gewebe verquellen. Es kann soweit kommen, daß sich diese Zellwände auflösen, ebenso zusätzlich die radialen Wände. Dann können sich die Protoplasten der Tapetumzellen um die entstehenden Mikrosporen herum plasmodial vereinigen. Der erste Fall wird als parietales Tapetum (= Sekretionstapetum), der zweite als invasives (= amoeboides oder periplasmodiales) Tapetum bezeichnet. Die beiden Differenzierungsmodi sind Extremverhalten, zwischen denen Übergänge vorkommen. Auch beim parietalen Tapetum gehen die Zellwände – allerdings erst am Ende der funktionalen Phase – zugrunde. Oft ist diese Verhaltensweise des Tapetums innerhalb größerer systematischer Gruppen konstant (Gattungen, Familien).

Während der Meiose ist die Pollensackwand außerhalb des sporogenen Gewebes und des Tapetums mehrzellschichtig. Unmittelbar an das Tapetum schließen eine bis mehrere Zwischenschichten an, in denen vorübergehend Reservestoffe eingelagert werden können, die aber während der Meiose meist kollabieren (Abb. **49**b, c). Diese wiederum werden umgeben – entweder ganz oder nur peripher – vom meist einzellschichtigen Endothecium (= Faserschicht), dessen schon erwähnte Wandverdickungen sich erst nach der Meiose differenzieren. Den äußeren Abschluß bildet die Epidermis (Abb. **64**b).

Vergleicht man die Angiospermen mit den heterosporen Pteridophyten, so kann man den Pollensack mit dem Mikrosporangium homologisieren. In beiden findet die Meiose statt, wobei die haploiden Zellen (Mikrosporen) ein haploides Pflänzchen liefern (den männlichen Gametophyten, Pollenkorn, Pollenschlauch), das seinerseits die männlichen Gameten (Spermazellen) produziert.

Meiosetypen

Bei der Mehrzahl der Angiospermen erfolgt erst nach der zweiten meiotischen Kernteilung auch eine Zellteilung. Diese Verhaltensweise wird als der simultane Typ (= „Dikotylentyp“) bezeichnet (Abb. **64**e 1–3). Vorwiegend bei Monokotylen und einigen *Magnoliidae* bildet sich dagegen schon nach der ersten meiotischen Teilung eine Zellwand zwischen den Dyadenkernen. Man spricht dabei vom sukzedanen oder sukzessiven Typ (= „Monokotylentyp“) (Abb. **64**e 1'–3'). Bei gewissen *Magnoliidae* liegt das Verhalten zwischen diesen beiden Extremen: Nach der Meiose I bildet sich eine Zellplatte zwischen den beiden Tochterkernen, die jedoch vor der Meiose II wieder verschwindet, so daß die Zellteilung dann doch simultan erfolgt (Übergangstyp).

Pollenbildung

Nach der Meiose sind aus jeder sporogenen Zelle 4 Mikrosporen hervorgegangen (Abb. **64**e 3, e 3', f 1). Jede Mikrospore entwickelt sich zu einem Pollenkorn. Dabei vergrößert sich die Mikrospore zunächst, wobei das Zytoplasma stärker vakuolisiert wird. Durch inäquale Zellteilung bildet sich dann eine kleine, linsenförmige generative Zelle und eine größere vegetative Zelle (Abb. **64**f 2). Die generative Zelle verliert in der Folge den Kontakt mit der Sporenwand und liegt frei in der vegetativen Zelle (Abb. **64**f 3). Vielfach ist der Pollen in diesem Zustand bereits reif. Oft teilt sich jedoch die generative Zelle schon in 2 Spermazellen (Abb. **64**f 4). Im ersten Fall spricht man von zweikernigem Pollen, im zweiten Fall von dreikernigem Pollen. Bei den meisten Angiospermen ist dieser Pollentyp auf Gattungsebene konstant. Der reife Pollen entspricht demnach einem männlichen Gametophyten.

Pollenwand

Außerordentlich komplex gebaut und morphologisch, funktionell und systematisch von höchstem Interesse ist die Pollenwand (= Sporoderm). Sie ist doppelt und besteht innen aus der Intine und außen aus der Exine. Die Intine verhält sich wie eine normale Zellwand und besteht hauptsächlich aus Cellulose. Die Exine dagegen ist der außergewöhnliche, komplexe Teil und besteht aus Sporopollenin, einer gegen Säuren und enzymatische Degradierung extrem resistenten Substanz, die auch bei vielen Millionen Jahre alten Pollen und Sporen erhalten geblieben ist. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Polymere aus Carotinoiden oder Carotinoid-Estern.

Die Exine kann weiter unterteilt werden aufgrund verschiedener Feinstruktur in die innere Endexine und die äußere Ectexine. Die Ectexine bildet bei den Angiospermen (im Unterschied zu den Gymnospermen) meist ein komplexes Hohlraumsystem, oft eine Art Säulenhalle, mit Öffnungen gegen außen, dessen Struktur systematisch sehr bedeutsam ist. Der Boden der Säulenhalle wird als Fußschicht bezeichnet, die Säulen als Columellae, das Dach als Tectum (Abb. **64**k). Das Hohlraumsystem ist gefüllt mit biologisch wichtigen Substanzen, die vor allem aus dem Tapetum sezerniert worden sind. Ihre Funktion entfalten sie beim Transport des Pollens und bei der Pollenkeimung auf der Narbe: Lipide (Klebrigkeit, Anhaften an Bestäuber und Narbe, „Pollenkitt"), Carotinoide (optische Attraktion für bestäubende Tiere, Schutz gegen Strahlung), Proteine (Erkennungsreaktionen bei der Pollenkeimung, Enzyme beim Keimungsvorgang).

Die Entstehung des Ectexinemusters wurde in den letzten Jahren intensiv untersucht. Es handelt sich dabei um komplexe Interaktionen

zwischen dem Pollenkorn und dem Tapetum. Die Musteranlage wird vom Pollen selbst gebildet, das Tapetum steuert Sekrete zur Ausgestaltung des Musters bei.

Die Pollenkörner der meisten Angiospermen enthalten bestimmte, auch lichtmikroskopisch gut sichtbare Stellen, wo die Exine schwächer entwickelt ist, die Aperturen. Es handelt sich dabei um Keimstellen, wo der Pollenschlauch bei der Pollenkeimung austreten kann. Auch bei der Regulierung der Größenänderung des Pollenkorns bei unterschiedlichem Wassergehalt spielen die Aperturen eine Rolle. Zahl, Form und Verteilung der Aperturen sind ebenfalls taxonomisch sehr bedeutsam, da sie oft innerhalb größerer Gruppen konstant bleiben. Längliche Aperturen werden als Colpi (wenn senkrecht zum Pollenäquator liegend, meist in Mehrzahl vorhanden, Abb. **64**h) oder Sulci (wenn auf einem Pol oder parallel zum Äquator liegend, meist in Einzahl vorhanden, Abb. **64**g) bezeichnet, kreisrunde als Pori (Abb. **64**i) Sehr verallgemeinert ist bei den *Magnoliidae* und Monokotylen monosulcater (oder monoporater) Pollen verbreitet, bei den übrigen Dikotylen herrscht tricolpater Pollen vor.

Wegen ihrer außergewöhnlich guten Erhaltungsfähigkeit, der strukturellen Vielfalt bei taxonomischer Einheitlichkeit und ihrer Massenproduktion bilden die Pollenkörner äußerst wichtige Leitmarken für die Rekonstruktion der Angiospermenevolution und der Vegetationsgeschichte. Entsprechend ist eine sehr elaborierte Terminologie über ihre Form, Ectexinestrukturen und Aperturen im Gebrauch, auf die aber im Kontext dieses Buches nicht weiter einzugehen nötig ist.

Weibliche Organe

Bau und Funktion der Samenanlage zur Befruchtungszeit

Die Samenanlagen (= Ovula) stellen die Organe dar, die sich später zu den Samen entwickeln. Sie sitzen einzeln oder in Mehrzahl im Ovar. Jedes Ovulum besteht aus einem Nucellus und einem oder zwei umhüllenden Integumenten. Die Region unmittelbar unterhalb des Nucellus wird als Chalaza bezeichnet, der (meist kurze) „Stiel" der Samenanlage als Funiculus. An der Spitze der Samenanlage lassen die Integumente eine Öffnung frei, die Mikropyle. Im Nucellus hat die Meiose stattgefunden und sitzt der eine Eizelle und weitere Zellen enthaltende Embryosack. Der Pollenschlauch dringt durch die Mikropyle in den Nucellus und den Embryosack ein, wo dann die Befruchtung erfolgt (Abb. **65**b).

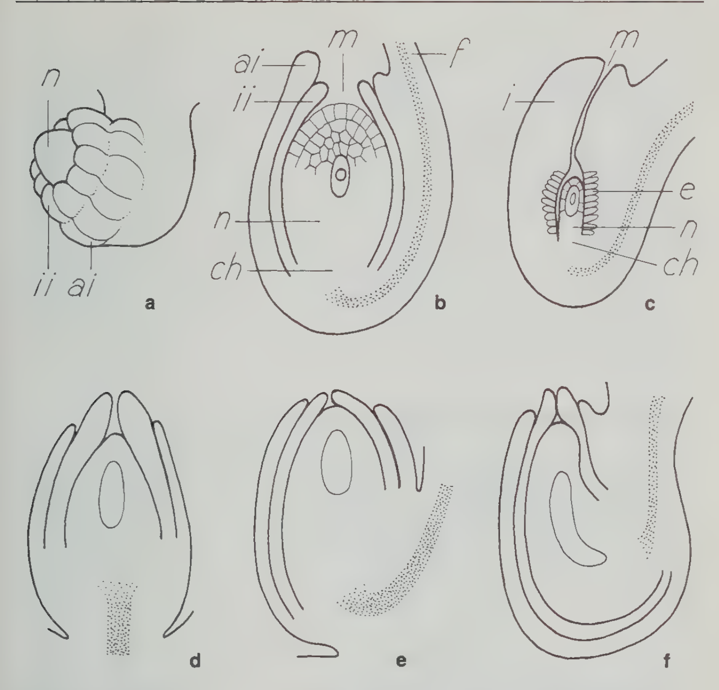


Abb. 65 Samenanlagen. – **a)** Junge Samenanlage von *Nymphaea tetragona* bei der Integumentanlage (n: Nucellus, ii: inneres Integument, ai: äußeres Integument). **b–c)** Die zwei häufigsten Samenanlagen-Typen (f: Funiculus, m: Mikropyle, ch: Chalaza, e: Endothel, übriges wie in a). b. Bitegmisch, crassinucellat, anatrop. c. Unitegmisch, tenuinucellat, anatrop (mit Endothel). **d–f)** Weitere Krümmungstypen. d. Orthotrop (= atrop). e. Hemitrop. f. Campylotrop.

Nach der Krümmung, der Zahl der Integumente und der Dicke des Nucellus lassen sich verschiedene Typen von Samenanlagen unterscheiden. Sie erweisen sich oft innerhalb von Familien, Ordnungen oder sogar noch größeren systematischen Einheiten als konstant. Die Samenanlage kann ungekrümmt (orthotrop oder atrop, Abb. **65**d) oder durch einseitige Wachstumshemmung gekrümmt sein. Dabei ist der Nucellus entweder mit in die Krümmung einbezogen (campylotrop, Abb. **65**f) oder auch nicht (anatrop, Abb. **65**b, c). Bei nur schwacher Anatropie wird von hemitropen Samenanlagen gesprochen (Abb. **65**e). Samenanlagen mit zwei Integumenten heißen bitegmisch (Abb. **65**b), solche mit nur einem unitegmisch (Abb. **65**c). Findet die Meiose im Nucellus unmittelbar subepidermal statt, handelt es sich um eine tenuinucellate Samenanlage (Abb. **65**c), findet sie dagegen in

tieferen Schichten statt, um eine crassinucellate Samenanlage (Abb. **65**b). Am häufigsten kommen bei den Angiospermen anatrope, bitegmische, crassinucellate Samenanlagen vor (Abb. **65**b). Diese sind unter anderm für die urtümlicheren Gruppen charakteristisch. Aber auch anatrope, unitegmische, tenuinucellate Samenanlagen sind verbreitet (Abb. **65**c). Sie kommen fast bei allen *Asteridae* vor. Eigentümlich bei tenuinucellaten Samenanlagen ist ferner, daß während der Embryosackentwicklung die Nucellusepidermis degeneriert, so daß der Embryosack in Kontakt mit dem (innern) Integument tritt. Dabei differenziert sich oft die Integumentepidermis an den Kontaktstellen zu einem sekretorischen Gewebe, das sich zytologisch ähnlich wie ein Tapetum verhält. Man spricht deshalb auch von Integumenttapetum oder Endothel (Abb. **65**c).

Entwicklung der Samenanlage

Bei einer bitegmischen Samenanlage werden die beiden Integumente fast gleichzeitig angelegt, das innere meist etwas vor dem äußeren, also in zentrifugaler Richtung (Abb. **65**a). Erst nach der Integumentanlage beginnt im Nucellus die Meiose. Im Gegensatz zu den Pollensäcken differenziert sich im Nucellus gewöhnlich nur eine einzige Archesporzelle, die dann mit dem Eintritt in die Meiose zur sporogenen Zelle wird (Abb. **66**a). Auch sie isoliert sich in der meiotischen Prophase vom umgebenden Gewebe, indem unter Callosebildung die Plasmodesmata verschwinden. Selten, aber in gewissen Gattungen oder sogar Familien konstant, kommt ein mehrzelliges Archespor oder sporogenes Gewebe vor.

Gewöhnlich werden nach beiden meiotischen Teilungen Zellwände eingezogen, und die 4 entstandenen haploiden Zellen (Megasporen, Embryosackzellen) liegen in einer linearen Tetrade (Abb. **66**b). Meist gehen die 3 distalen zugrunde, und nur die proximale entwickelt sich weiter zum Embryosack, der den weiblichen Gametophyten darstellt.

Embryosackentwicklung

Die Megaspore vergrößert sich zunächst unter Vakuolenbildung und führt dreimal synchrone Mitosen durch, so daß 8 Zellkerne entstehen (Abb. **66**c–e). Erst jetzt werden Zellwände gebildet (Abb. **66**f, g). Fast den ganzen Raum nimmt die plasmaarme Zentralzelle ein, welche 2 Zellkerne enthält (Polkerne). Distal befindet sich der 3zellige Eiapparat mit der Eizelle und 2 Synergidenzellen, proximal 3 Antipodenzellen. Der reife Embryosack ist demnach 8kernig und 7zellig. Die Antipodenzellen vermitteln den Stofftransport zwischen der Chalaza und dem Embryosack. Teils differenzieren sie sich dabei zu vergrößerten Drüsenzellen. In andren Fällen verschwinden sie frühzeitig, und

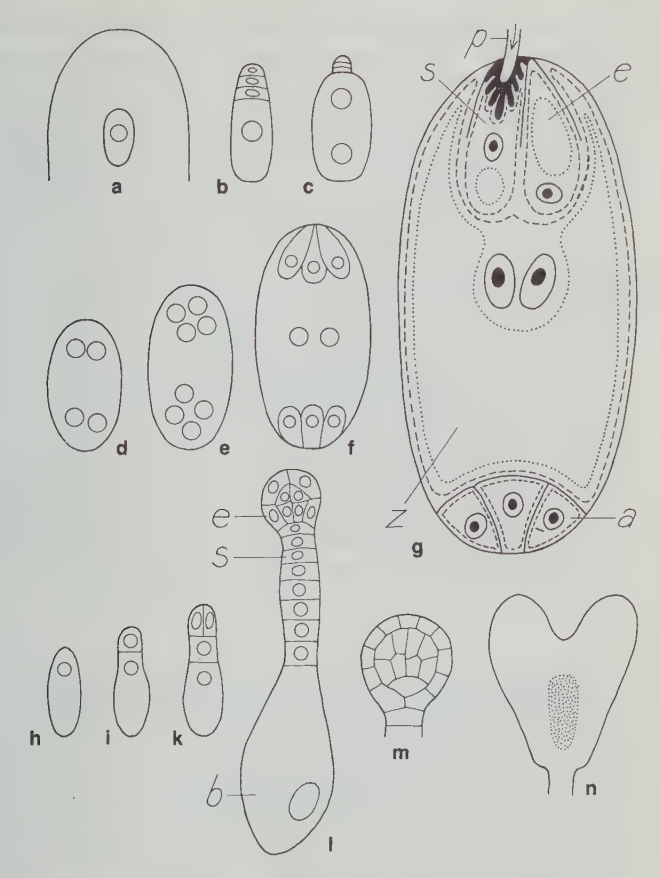


Abb. 66 Embryosack- und Embryoentwicklung. – **a–f)** Meiose und Embryosackentwicklung. a. Nucellus mit sporogener Zelle. b. Tetrade, 3 Megasporen degenerierend. c–e. 2-, 4- und 8kerniger Embryosack. f. Reifer, 7zelliger Embryosack. **g)** Organisation des reifen Embryosacks unmittelbar vor der Befruchtung (nach Jensen). Ein Pollenschlauch (p) dringt durch den Fadenapparat in die eine Synergide (s) ein. Die zweite Synergide ist nicht gezeichnet. e: Eizelle, z: Zentralzelle mit den 2 Polkernen, a: 3 Antipodenzellen. Ausgezogen: Zellwände, Zellkernumrisse. Strichliert: Plasmamembranen der Zellgrenzen. Punktiert: Vakuolen. – **h–n)** Embryoentwicklung. h. Zygote. **i–l)** Proembryo (e: Embryo, s: Suspensor, b: Basalzelle). **m–n)** Embryo. m. Kugelförmiges Stadium. n. Herzförmiges Stadium (Leitgewebeanlage punktiert).

ihre Funktion wird von anderen Zellen übernommen. Die Funktion der übrigen Zellen im Embryosack wird im Zusammenhang mit der Befruchtung behandelt.

Bei wohl über 90% der Angiospermenarten entwickelt sich der Embryosack in der geschilderten Weise. Dieser Typ wird auch als Polygonum-Typ bezeichnet. Daneben gibt es jedoch eine ganze Reihe von selteneren Abwandlungen, auf die hier kurz eingegangen sei, da sie sowohl genetisch als auch systematisch bedeutsam sind. Ein Embryosack vom Polygonum-Typ ist monosporisch, da alle seine Zellkerne aus einer einzigen Megaspore hervorgehen. Dies gilt auch für den Oenothera-Typ, bei welchem sich der Embryosack aus der distalen, statt aus der proximalen Megaspore der Tetrade entwickelt und der zudem nur 4kernig ist. Es gibt jedoch auch bisporische (Allium-Typ) und tetrasporische Embryosäcke (Adoxa-Typ, Peperomia-Typ, Fritillaria-Typ, Plumbagella-Typ), an welchen Abkömmlinge von 2 und 4 Megasporen beteiligt sind. Sie kommen zustande durch das Ausbleiben von Zellwandbildung während der Meiose. Solche Embryosäcke sind insofern bemerkenswert, als sie genetisch heterogen sind und Chimären darstellen. Eine weitere Komplikation besteht darin, daß drei Kerne zu einem triploiden Kern fusionieren können, so daß die Embryosäcke Kerne verschiedener Ploidiestufen enthalten (z. B. beim Fritillaria-Typ und Plumbagella-Typ.

Von der Bestäubung zur Befruchtung

Der Pollen gelangt auf die Narbe fast immer in Form einzelner Körner oder von unregelmäßig verklebten Gruppen von Einzelkörnern. In gewissen Verwandtschaftsgruppen bleiben die reifen Pollen im Tetradenverband (z. B. gewisse *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae)* oder sogar zu größeren Gruppen vereinigt (Polyaden, Massulae oder Pollinien; z. B. meiste *Asclepiadaceae* und *Orchidaceae).*

Beim Kontakt mit der Narbe nimmt der Pollen Wasser auf und in der Intine und den Exinehohlräumen gespeicherte Proteine treten an die Pollenoberfläche. Bereits an der Berührungsstelle mit der Narbe finden Erkennungsreaktionen statt, die darüber entscheiden, ob der Pollen akzeptiert wird oder nicht. Bei kompatibler Reaktion keimt der Pollen. Ein Pollenschlauch tritt durch eine Apertur aus und wächst auf der Gynoeciumoberfläche in einem Sekret oder im Innern in den aufgequollenen Zellwänden des Transmissionsgewebes durch den Griffel ins Ovar hinunter, wo der Übertritt in eine Samenanlage erfolgt. Weitere Erkennungsreaktionen können sich auch noch im Gynoecium abspielen, wobei der Pollenschlauch je nachdem seine

Entwicklung einstellt oder weiterwächst. Bereits auf der Narbe wird gewöhnlich artfremder Pollen gehemmt, bei selbstinkompatibeln Pflanzen erfolgt die Hemmung auf der Narbe oder im Griffel.

Der rasch wachsende Pollenschlauch enthält in der Spitze den vegetativen Kern und die beiden Gameten (Spermazellen). Seine Wand ist mit der Intine des Pollenkorns kontinuierlich und zeigt auch Calloseanlagerung. Während des Wachstums schließen von Zeit zu Zeit auch Callosepfropfen den Schlauch nach hinten ab, so daß er nur vorn, in der Wachstumszone, Zytoplasma enthält.

Offenbar durch Sekrete aus der Nucellusspitze und den Synergidenzellen chemotaktisch beeinflußt findet der Pollenschlauch seinen Weg in die Mikropyle und den Embryosack. Die Synergidenzellen zeichnen sich durch auffällige, auch lichtmikroskopisch sichtbare „Transfer"-Strukturen aus, die als Fadenapparat bezeichnet werden (Abb. **66**g). Durch ihren Fadenapparat hindurch dringt der Pollenschlauch in eine der beiden Synergidenzellen ein, welche dabei zugrundegeht. Hier werden nun die beiden Spermazellen entlassen. Die eine vereinigt sich mit der Eizelle, in welcher es zur Kernverschmelzung und Bildung der Zygote kommt. Die andere vereinigt sich mit der Zentralzelle; ihr Kern und die beiden Polkerne verschmelzen zu einem triploiden Kern, dem Endospermkern. Der Übertritt der Gameten in die Nachbarzellen wird dadurch erleichtert, daß die Gameten nur von einer Plasmamembran umgeben sind und auch Eizelle, Synergiden und Zentralzelle stellenweise nur durch Plasmamembranen voneinander abgegrenzt sind (Abb. **66**g).

Die diploide Zygote entwickelt sich in der Folge zum Embryo, die jetzt triploide Zentralzelle zum Endosperm, dem Nährgewebe. Es wird auch als sekundäres Endosperm bezeichnet, um den Gegensatz zu den Gymnospermen zu betonen, wo das dort haploide Endosperm schon vor der Befruchtung entsteht und deshalb auch als "primäres" Endosperm bezeichnet wird. Da bei den Angiospermen beide Gameten des Pollenschlauches an diesen Vorgängen beteiligt sind, spricht man von doppelter Befruchtung.

Endosperm

Das aus der Zentralzelle des Embryosackes mit dem triploiden Endospermkern hervorgegangene triploide Endosperm speichert gewöhnlich reichlich Reservestoffe (Öl oder Stärke), die vom wachsenden, darin eingebetteten Embryo aufgenommen werden. Im reifen Samen ist das Endosperm entweder noch umfangreich und der Embryo noch klein („endospermhaltige" Samen), oder der Same wird umgekehrt fast ganz vom Embryo ausgefüllt, und das Endosperm nimmt nur noch

einen sehr geringen Raum ein („endospermlose“ Samen), ein Merkmal, das öfter in größeren Verwandtschaftskreisen konstant bleibt. Seltener werden größere Nährstoffmengen für die Embryoentwicklung im Nucellus gespeichert. Man spricht dann von einem Perisperm (z. B. bei *Piperales)*.

Nach der Entstehungsweise des Endosperms lassen sich 3 Typen unterscheiden. Auch sie sind von systematischer Bedeutung. Beim nukleären Endosperm erfolgen anfangs freie Kernteilungen ohne Zellteilungen. Erst wenn eine gewisse Anzahl von Zellkernen erreicht ist, grenzen sie sich durch Wände voneinander ab. Die Kernteilungen erfolgen zumindest am Anfang der Entwicklung synchron. Im Extremfall werden überhaupt keine Zellwände gebildet. Ein Beispiel von nukleärem Endosperm bildet die Kokosmilch, in welcher viele freie Zellkerne und zytoplasmatische Bestandteile enthalten sind. Beim zellulären Endosperm beginnt die Entwicklung bereits mit Zellteilungen. Beim helobialen Endosperm findet zuerst eine quere, inäquale Zellteilung statt, wobei eine kleinere Basalzelle und eine größere mikropylare Zelle entsteht. Die weitere Entwicklung kann nukleär oder zellulär erfolgen.

Nukleäres Endosperm ist am weitesten verbreitet. Der helobiale Typ kommt vor allem bei Monokotylen vor. Besonders bei tenuinucellaten Samenanlagen geschieht es oft, daß das Endosperm haustoriale Fortsätze in übrige Teile der Samenanlage oder sogar aus der Samenanlage heraus ausbildet (z. B. bei *Scrophulariales)*.

Embryogenese

Aus der Zygote (Abb. **66**h) entwickelt sich zunächst der Proembryo (Abb. **66**i, k). Dieser differenziert sich in den Embryo und den Suspensor (Abb. **66**l). Der Sproßapex des Embryos (Plumula) ist gegen die Embryosackbasis gerichtet, die Primärwurzel (Radicula) gegen die Spitze: Der Embryo liegt also „verkehrt“ im Embryosack.

Der Proembryo entwickelt sich oft zu einem kurzen Zellfaden. Seine Basalzelle hypertrophiert und fungiert offenbar als Haustorium zur Absorption und Translokation von Nährstoffen aus der Umgebung (Endosperm) zum sich entwickelnden Embryo (Abb. **66**l). Dieser differenziert sich aus dem andern Ende des proembryonalen Zellfadens; hier entsteht zunächst ein kugeliges, vielzelliges Meristem, das in sich nicht weiter differenziert ist („Kugelstadium“ des Embryos, Abb. **66**m). Bemerkenswert erscheint, daß beim Aufbau dieses Meristems durch die Zellteilungen die Größe der Einzelzellen abnimmt. Ebenso verliert sich das zunächst mehr oder weniger regelmäßige Zellteilungsmuster. Die Bedeutung der Einzelzellen nimmt ab zugunsten des Zellverbandes, den das entstehende Meristem repräsentiert.

Wenn die Kugel eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt die morphogenetische und histogenetische Differenzierung. Bei den Dikotylen werden nun die beiden Keimblätter (Kotyledonen) angelegt. Dazwischen differenziert sich der Sproßapex mit seiner histologischen Zonierung. An der Grenze zum Suspensor (und damit bereits in gewisser Weise endogen, wie alle späteren Wurzelanlagen) bildet sich das Meristem der Primärwurzel. Der Embryo hat damit das „herzförmige" Stadium erreicht (Abb. **66**n). Nur ausnahmsweise bilden sich mehr als 2 Kotyledonen. Bei den Monokotylen differenziert sich nur ein Keimblatt, und das Apikalmeristem entsteht seitlich davon.

Verschiedene Embryogenese-Typen sind aufgestellt worden nach den ersten Zellteilungsmustern des Proembryos und des Embryos, die sich teils als in größeren Verwandtschaftskreisen konstant erwiesen haben. In neuerer Zeit ist eine Einteilung in 3 embryogenetische Großgruppen vorgeschlagen worden, nicht nach Zellteilungsmustern, sondern nur nach dem Anteil des Proembryos, der zum eigentlichen Embryo wird. Der Typ mit verzögerter Embryodifferenzierung zeichnet sich dadurch aus, daß nur ein Teil der Abkömmlinge der Apikalzelle (nach der ersten Teilung der Zygote) den Embryo liefern. Beim zweiten Typ ist es die ganze Apikalzelle, beim dritten zusätzlich noch ein Teil der Basalzelle.

Samenentwicklung

Die Vorgänge, die sich während der Samenentwicklung abspielen, sind sehr komplex. Bis zur Samenreife hat sich dabei im Samen so vieles verändert – Neues ist hinzugekommen, andere Teile sind verdrängt worden –, daß allein aus dem fertigen Zustand eine Rekonstruktion der Entwicklung nicht mehr möglich ist.

Die Integumente entwickeln sich ganz oder teilweise zur Samenschale (= Testa). Der Nucellus und vielfach auch das Endosperm sind praktisch verschwunden. Sind Überreste davon vorhanden, können sie auch zum Aufbau der Testa beitragen. Verschiedene Generationen sind, teils zeitlich gestaffelt, im Samen ineinandergeschachtelt worden: Teile der diploiden Mutterpflanze (Integumente, Nucellus), im Nucellus der haploide Gametophyt (Embryosack), im Embryosack der diploide Embryo und das triploide Endosperm.

Bei der Reife löst sich der Same isoliert oder in der Frucht eingeschlossen von der Mutterpflanze. Diese abgelöste Einheit, die Diaspore, weist bestimmte Differenzierungen auf, welche die Verbreitung und Etablierung fördern. Nach einer mehr oder weniger langen Ruhepause keimt der Same, und der junge Sporophyt wächst heran. Nur in Ausnahmefällen bleiben die Samen an der Mutterpflanze, wo auch die Keimung stattfindet. Man spricht dann von echter Viviparie (zur

unechten Viviparie vgl. S. 32). Echte Viviparie kommt vor allem bei verschiedenen Mangrovepflanzen vor (Abb. **101**b).

Literatur

Dahlgren, R. 1975: The distribution of characters within an Angiosperm system. I. Some embryological characters. – Bot. Not. 128: 181–197.

Haccius, B. 1971: Zur derzeitigen Situation der Angiospermen-Embryologie. – Bot. Jahrb. Syst. 91: 309–329.

Hamann, U. 1977: Über Konvergenzen bei embryologischen Merkmalen der Angiospermen. – Ber. dtsch. bot. Ges. 90: 369–384.

Heslop-Harrison, J. 1972: Sexuality of Angiosperms. – In: Steward, F. C. (ed.): Plant physiology. A treatise. VI C: 133–289. – Academic Press, New York.

Jensen, W. A. 1974: Reproduction in flowering plants. – In: Robards, A. W. (ed.): Dynamic aspects of plant ultrastructure: 481–503. – McGraw Hill, London.

Kozlowski, T. T. (ed.) 1972: Seed biology 1. – Academic Press, London.

Palser, B. F. 1976: The bases of Angiosperm phylogeny: Embryology. – Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 621–646.

Straka, H. 1975: Pollen- und Sporenkunde. – G. Fischer, Stuttgart.

Systematik der Angiospermen

Einleitung

Die Angiospermen leben in einer überwältigenden Fülle auf unserer Erde. Sie bilden nicht nur die jüngste (wahrscheinlich weniger als 150 Millionen Jahre alt!), sondern auch die höchstentwickelte und mit einer Viertelmillion Arten die erfolgreichste aller Pflanzengruppen.

Diese Vielfalt manifestiert sich nicht in diffuser, zufälliger Verteilung, sondern in mehr oder weniger deutlichen durch besondere Ähnlichkeit in sich zusammenhängenden Gruppen. In gleicher Weise ergeben sich innerhalb der Einzelgruppen wieder gewisse Untergruppen, deren Vertreter sich durch noch größere Ähnlichkeit auszeichnen. Forschungsziel der Systematik ist es, solche „natürlichen" Gruppen verschiedener Stufen herauszuarbeiten und zu versuchen, Licht in die Evolutionsvorgänge zu bringen, die zu ihnen geführt haben. Äußerer Ausdruck dieses Bemühens sind hierarchische Klassifikationen oder „Systeme".

Systematik ist eine synthetische Wissenschaft – „an unending synthesis", wie sie treffend genannt wurde (L. Constance). Bausteine aus dem Gesamtgebiet der Botanik und sogar auch anderer Disziplinen verändern und verbessern das Bild andauernd (z. B. Zoologie: Koevolution von Tieren und Pflanzen).

Dazu kommt aber andererseits auch, daß aufgrund von im einzelnen vielfältigen Evolutionsmechanismen sich die Angiospermen als viel zu flexibel erweisen, als daß sie in einem logischen System, das zugleich wirklich „natürlich" wäre, ihren eindeutigen Platz fänden. Systemvorschläge sind deshalb lediglich als formale Arbeitsgrundlagen aufzufassen, welche die Kommunikation erleichtern, als grobe und immer wieder korrekturbedürftige Annäherungen an die Wirklichkeit. Man soll sich also nicht an ein System klammern.

In der knappen Darstellung dieses Buches geht es um eine kurze Übersicht der Angiospermen, um die Beziehung der Großgruppen (hinunter bis zur Familie) untereinander und um Probleme der Makroevolution. Fragen der Mikroevolution werden nicht behandelt. In der Regel wurden alle Familien aufgenommen, welche mehr als 50 Arten umfassen, zusätzlich auch kleinere, falls sie besonderes Interesse im Hinblick auf ihre Biologie oder systematische Stellung beanspruchen.

Ihre Flexibilität, mit der sie sich der Einordnung in ein einfaches, logisches „Schubladensystem" entziehen, kommt etwa in folgenden beiden Eigentümlichkeiten zum Ausdruck:

1. Jeder Merkmalsbereich kann in einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe einförmig, in einer anderen vielfältig sein.

2. In jeder Verwandtschaftsgruppe haben adaptive Radiationen stattgefunden, z. B. sind ganz verschiedene blütenbiologische „Stile" entstanden, die – obwohl auf gleichem Bauplan beruhend – zu äußerlich völlig verschiedenen Blüten- und Infloreszenzgestalten geführt haben; oder es hat sich ein breiter Fächer von verbreitungsbiologischen Adaptationen mit verschiedener Diasporendifferenzierung entwickelt. Das hat in Nachbargruppen auf allen Stufen der systematischen Hierarchie zu Parallelentwicklungen und Konvergenzen geführt. Diese sind um so schwerer von auf direkter Verwandtschaft beruhender Ähnlichkeit zu unterscheiden, je näher sich die verglichenen Gruppen stehen.

Aus diesen Gründen auch ist die Herausarbeitung der „Gesamtähnlichkeit" („overall similiarity"), d. h. die Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale, wohl ein wichtiger Schritt, aber noch nicht das Fernziel der systematischen Arbeit. Der erfolgversprechendste – aber auch überaus anspruchsvolle – Weg, um den Evolutionsvorgängen auf die Spur zu kommen, deren Resultat diese Vielfalt darstellt, ist eine sorgfältige Analyse und Beurteilung der Struktur- und Funktionsbeziehungen – und eben eine möglichst breite Berücksichtigung der verschiedensten Disziplinen der Botanik.

Es wurde in diesem Buch verzichtet, allzuviele und allzu abstrakte Schemata der einzelnen Gruppen zu präsentieren, die doch nur ein armseliges Durchschnittsbild ergäben und leicht beim Benützer zur Illusion führen könnten, die Gruppen nun zu kennen, und zur späteren Enttäuschung über Pflanzen, die sich doch nicht ins Schema einordnen lassen, obwohl sie zur selben Gruppe gehören. Noch nie hat jemand diese Mannigfaltigkeit „beherrscht", und es wäre unrealistisch, mit einem kleinen Einführungsbuch auf ein solches Ziel hinarbeiten zu wollen. Statt dessen wurde versucht, neben Hinweisen auf relativ einheitliche Grundzüge einer Gruppe, ganz besonders auch auffällige Evolutionstendenzen und etwas von der Spannweite bemerkenswerter Merkmalsbereiche anzudeuten. Besonders blütenbiologische und verbreitungsbiologische Aspekte erweisen sich dabei immer wieder als wichtige Angelpunkte. Die zu jeder Ordnung und zu den höheren taxonomischen Einheiten angegebene Auswahl aus der bis 1970 zurückreichenden Literatur kann ganz besonders in diesen Aspekten weiter in die Tiefe führen.

Es bedarf gerade auch schon in einer Einführung dieser komplementären Betrachtungsweise: nicht nur die Einheitlichkeit in der Vielfalt zu sehen, sondern auch die Vielfältigkeit in der Einheit. Damit und mit

der weiteren Dimension der Evolution gewinnt die Systematik der Blütenpflanzen ihre Spannung und Faszination und stellt sich uns als besonders anspruchsvolle Aufgabe.

Unterabteilung Angiospermae (Magnoliophytina)

Decksamer, Blütenpflanzen i. e. S.

Diagnose

(zur Abgrenzung der *Angiospermae* von den *Gymnospermae* [Nacktsamern], mit denen zusammen sie die Abteilung Spermatophyta [Samenpflanzen] bilden. Wichtig: Bei fast allen Merkmalen kommen einzelne Ausnahmen vor. Nicht Einzelmerkmale, sondern die Merkmalskombination ist maßgebend zur Charakterisierung einer Gruppe!)

1. Neben holzigen auch *krautige*, z. T. kurzlebige Lebensformen.
2. *Stoffleitungssystem stärker differenziert:*
   a) *Metaxylem mit Tracheen* (neben Tracheiden), Seitenwände mit *leiterförmigen Tüpfeln* oder kleinen (nicht großen!) Hoftüpfeln.
   b) *Siebröhren* mit *Geleitzellen.*
3. *Laubblätter stärker differenziert:*
   a) Gliederung in *Unterblatt* (Scheide, Stipeln) und *Oberblatt* (Stiel, Spreite).
   b) *Nervatur* nicht dichotom, sondern *fiedernervig* oder *parallelnervig.*
4. *Vegetationspunkt mit Tunica,* diese öfter *mehr als 1-schichtig*
5. *Starke Differenzierung der Blüten im Zusammenhang mit der Pollenübertragung durch Tiere:*
   a) *Blüten meist zwittrig.*
   b) oft *nektarsezernierend.*
   c) *Blütenhülle stark differenziert: Kelch* als *Hüllorgan, Krone* als *optisches Attraktionsorgan* für bestäubende Tiere.
   d) *Samenanlagen im Fruchtknoten eingeschlossen* u. a. als Schutz vor den bestäubenden Tieren (ursprüngliche Bestäuber waren wahrscheinlich Käfer, die z. T. Blütenteile fraßen). Fruchtknoten aus 1 oder mehreren *Fruchtblättern (Karpellen)* bestehend. Gesamtheit der Karpelle = *Gynoecium,* Gliederung in *Fruchtknoten, Griffel* und *Narbe. Exklusives Merkmal der Angiospermen!* Damit in Zusammenhang: *Bestäubung auf der Narbe, Ausbildung von Früchten.*
6. Weitere wichtige Blütenmerkmale:
   a) *Staubblätter (Stamina) gegliedert in Filament und Anthere.*

Anthere aus 2 Theken. Jede Theke aus 2 Pollensäcken. Öffnungsweise: je 1 Längsschlitz pro Theke. Faserschicht der Pollensäcke subepidermal, nicht epidermal (= *Endothecium*, nicht Exothecium).

b) *Ectexine* der Pollenkörner *tectat-columellat*, nicht alveolat.

c) *Samenanlagen ursprünglich wohl mit 2 Integumenten* (nicht 1) und wohl *anatrop* (nicht orthotrop).

7. *Gametophyten noch stärker reduziert* als bei den Gymnospermen:
   a) *Mikrogametophyt nur 3zellig.*
   b) *Megagametophyt (Embryosack)* meist nur *7zellig* (8kernig), *keine Archegonien.*
8. *Embryo von Anfang an zellulär*, nicht nukleär.
9. *Endosperm sekundär* (meist *triploid*, nicht haploid) in Zusammenhang mit *doppelter Befruchtung*.

Literatur

Cronquist, A. 1981: An intregrated system of classification of flowering plants. – Columbia University Press, New York.

Dahlgren, R. M. T. 1980: A revised system of classification of the Angiosperms. – Bot. J. Linn. Soc. 80: 91–124.

Ehrendorfer, F. 1978: Spermatophyta. – In: Denffer, D. von et al.: „Strasburger", Lehrbuch der Botanik, 699–855. – Fischer, Stuttgart, 31. Aufl.

Frohne, D., Jensen, U. 1979: Systematik des Pflanzenreichs unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen. – Fischer, Stuttgart, 2. Aufl.

Heywood, V. H. (ed.) 1978: Flowering plants of the world. – Oxford University Press, Oxford.

Kubitzki, K. (ed.) 1977: Flowering plants – Evolution and classification of higher categories. – Pl. Syst. Evol. Suppl. 1.

Stebbins, C. L. 1974: Flowering plants – Evolution above the species level. – Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Takhtajan, A. 1980: Outline of the classification of flowering plants. – Bot. Rev. 46: 225–359.

Thorne, R. F. 1976: A phylogenetic classification of the *Angiospermae*. – Evol. Biol. 9: 35–106.

Walker, J. W. (ed.) 1976: The bases of Angiosperm phylogeny. – Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 515–832.

Weberling, F., Schwantes, H. O. 1979: Pflanzensystematik. – Ulmer, Stuttgart, 3. Aufl.

Klasse Dicotyledoneae (Magnoliatae)

Zweikeimblättrige Decksamer

Die Klasse *Dicotyledoneae* wird in Tab. **1** charakterisiert und der Klasse *Monocotyledoneae* gegenübergestellt.

Literatur

Sporne, K. R. 1980: A re-investigation of character correlations among Dicotyledons. – New Phytol. 85: 419–449.

Young, D. J., Watson, L. 1970: The classification of Dicotyledons: A study of the upper levels of the hierarchy. – Austral. J. Bot. 18: 387–433.

Tabelle 1 Hauptunterschiede zwischen den beiden Klassen der Angiospermen

Kl. Dicotyledoneae (= Magnoliatae)	Kl. Monocotyledoneae (= Liliatae)
1. Ursprünglich *holzig,* *Leitbündel* in Stengel und Wurzel im Querschnitt *kreisförmig angeordnet,* mit *Kambium* zwischen Phloem und Xylem (d. h. Leitbündel *offen*): *Eustele* ←——→ *sekundäres Dikkenwachstum*	1. Ursprünglich *krautig,* *Leitbündel* in Stengel und Wurzel *zerstreut angeordnet, Kambium* kurzlebig oder *fehlend* (d. h. Leitbündel *geschlossen*): *Ataktostele* ←——→ *kein sekundäres Dickenwachstum*
2. *2 Keimblätter*	2. *1 Keimblatt*
3. *Laubblätter fiedernervig*	3. *Laubblätter parallelnervig*
4. Achselsprosse mit *2 transversalen Vorblättern*	4. Achselsprosse mit *1 rückseitigen (= adossierten) Vorblatt*
5. *Primärwurzel langlebig (= Allorhizie)*	5. *Primärwurzel früh absterbend (= Homorhizie)*
6. *Wurzelvegetationspunkt:* Wurzelhaube und Wurzelepidemris mit gemeinsamer Initiale (= *Dermocalyptrogen*)	6. *Wurzelvegetationspunkt:* Wurzelhaube und Wurzelepidermis mit separaten Initialen (= *Dermatogen* und *Calyptrogen*)
7. *Primäres Xylem in der Wurzel* meist in 2, 3 oder 4 Strahlen (*diarch, triarch* oder *tetrarch*)	7. *Primäres Xylem in der Wurzel* meist in mehr als 4 Strahlen (*polyarch*)
8. *Siebröhrenplastiden* ohne keilförmige Proteinkristalloide als Einschlüsse (*S-Typ*)	8. *Siebröhrenplastiden* mit keilförmigen Proteinkristalloiden als Einschlüssen (*P-Typ*)
9. *Blüten* oft aus *5- (oder 4-)zähligen Wirteln*	9. *Blüten* oft aus *3-zähligen Wirteln*
10. *Nektarien nie septal*	10. *Nektarien* oft *in den Ovarsepten (= Septalnektarien)*
11. *Pollenbildung simultan*	11. *Pollenbildung sukzedan*
12. *Pollen* oft mit *3 Aperturen* (z. B. tricolpat)	12. *Pollen* mit *1 Apertur* (z. B. monosulcat)
13. *Tapetum* oft *parietal* (zellulär)	13. *Tapetum* oft *invasiv* (periplasmodial)
14. *Endosperm zellulär oder nukleär*	14. *Endosperm* oft *helobial*

Unterklasse **Magnoliidae**

Die *Magnoliidae (Ranales)* enthalten die konservativsten der heute lebenden Angiospermen. Sie stellen zugleich die Verbindung her zwischen den Dikotylen und Monokotylen, den beiden Hauptgruppen der Angiospermen.

Drei wichtige Argumente können für die Auffassung ihrer primitiven Stellung vorgebracht werden:

1. Fossile Nachweise: Die ältesten mutmaßlichen Angiospermen, Pollenkörner aus der Unteren Kreide, gleichen unter den rezenten Angiospermen am meisten jenen gewisser *Magnoliidae.*

2. Vergleich mit den Gymnospermen, der nächsttiefer stehenden Parallelgruppe der Angiospermen: Das Stofftransportsystem (Xylem und Phloem) ist bei einigen Familien der *Magnoliidae* noch auf ähnlich tiefem Differenzierungsniveau wie bei den Gymnospermen. Bei 5 Familien sind noch keine Tracheen im Holz differenziert, bei einer Familie *(Austrobaileyaceae)* statt Siebröhren teilweise nur Siebzellen ohne Geleitzellen.

3. Vergleich mit andern Angiospermen: In der Elaboration und Effizienz ihrer Blütenkonstruktionen stehen die *Magnoliidae* in verschiedener Hinsicht auf dem archaischsten Niveau: vielfach spiralige Phyllotaxis; Übergangsformen zwischen Organkategorien; relativ hohe, variable Organzahl; massive Organe; Apokarpie oder Sonderformen davon; vielfache Anpassungen an Käfer- oder Fliegenbestäubung; Nektarien, sofern vorhanden, nicht zentralisiert, sondern auf Perianthblättern und Staminodien.

Aber auch daß die *Magnoliidae* in vieler Hinsicht zwischen den Dikotylen und Monokotylen vermitteln, deutet auf ihre basale Stellung innerhalb der Angiospermen. Als besondere „Monokotylen-Merkmale" gewisser *Magnoliidae* können genannt werden: Homorhizie, adossierte Vorblätter, Siebröhrenplastiden vom P-Typ, neben Blüten mit spiraliger Organstellung besonders oft auch solche mit trimeren Quirlen, Pollen mit nur einer Apertur, Pollenbildung sukzedan oder vom Übergangstyp. Bemerkenswert ist auch das häufige Vorkommen von Alkaloiden bei den *Magnoliidae*.

Literatur

Doyle, J. A. 1978: Origin of Angiosperms. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 365–392.

Thorne, R. F. 1974: A phylogenetic classification of the *Annoniflorae*. – Aliso 8: 147–209.

Walker, J. W. 1976: Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. – In: Beck, C. B. (ed.): Origin and early evolution of Angiosperms, 241–299. – Columbia University Press, New York.

Ordnung Magnoliales

Die *Magnoliales* bestehen durchwegs aus Holzpflanzen mit meist tri- bis multilakunären Knoten und Ölzellen. Im Blütenbau sind die oft konvexe Blütenachse, Karpelle mit meist mehreren und lateral stehenden Samenanlagen und oft monosulcater Pollen charakteristisch. Von den 15 Familien der Ordnung umfassen 8 nur eine einzige Gattung mit nur 1 oder 2 Arten. Die Ordnung macht somit auch durch diese Isolation einen altertümlichen Eindruck. Monotypische und besonders isolierte Familien stellen die **Degeneriaceae** (Fiji-Inseln) und **Austrobaileyaceae** (NE'Queensland) dar. Da sie zudem in ihrem Blütenbau und ihrer Pollenstruktur besonders archaisch erscheinen, kann man sie als „lebende Fossilien" bezeichnen. Der Pollen von *Austrobaileya* gleicht mehr als jener der meisten andern *Magnoliales* den ältesten fossilen Angiospermenpollen *(Clavatipollenites)* aus der Unterkreide (Abb. **67**h, i). Beide, *Degeneria* und *Austrobaileya,* haben große, etwa 5 cm breite Blüten mit starkem, unangenehmen Geruch, mit spiraliger Phyllotaxis, ohne Differenzierung der Tepalen in typische Kelch- und Kronblätter, mit massiven, blattartigen Stamina und Innenstaminodien (Abb. **67**a–g). Die Stamina und Innenstaminodien spielen mit eine Rolle bei der Attraktion von Bestäubern (Käfern, Fliegen), sowohl optisch wie olfaktorisch.

Neben diesen reliktischen, kleinen Familien sind einige weitere heute noch artenreicher vertreten und zeigen verschiedenartige, teils ungewöhnliche Evolutionstendenzen.

Am bekanntesten sind die baumförmigen **Magnoliaceae,** da einige *Magnolia*-Arten auch in gemäßigten Gebieten vorkommen und als Zierbäume kultiviert werden. Ihre großen Blüten zeigen vielfach exzessiv lange Blütenachsen *(Magnolia, Michelia)* (Abb. **68**a). Das Perianth steht oft einigermaßen in 3 Dreierwirteln. Androecium und Gynoecium dagegen sind polymer und spiralig. Käfer spielen zumindest teilweise eine Rolle als Bestäuber. Die Früchte entwickeln sich zu zapfenartigen Gebilden, die sich bei der Reife je nach Gattung verschieden verhalten. Bei *Magnolia* öffnen sich die einzelnen Karpelle, und die roten, offenbar ornithochoren Sarcotesta-Samen werden exponiert. Zuletzt hängen sie beweglich an einem Faden, der durch die entrollten Verstärkungsspiralen aus Tracheiden des Samenleitbündels gebildet wird (Abb. **68**b). Bei *Liriodendron* (Tulpenbaum) lösen sich die geflügelten Karpelle bei der Reife los und werden vom Wind verbreitet.

Die größte Familie, die vorwiegend in tropischen Regenwäldern vorkommenden **Annonaceae,** enthalten Bäume, Sträucher und Lianen. Der Blütengrundriß (Zahl und Stellung der Organe) entspricht etwa dem der *Magnoliales.* Die vielfach käfer- und fliegenbestäubten, oft hängenden Blüten zeigen mannigfache Spezialisierungen in diesem

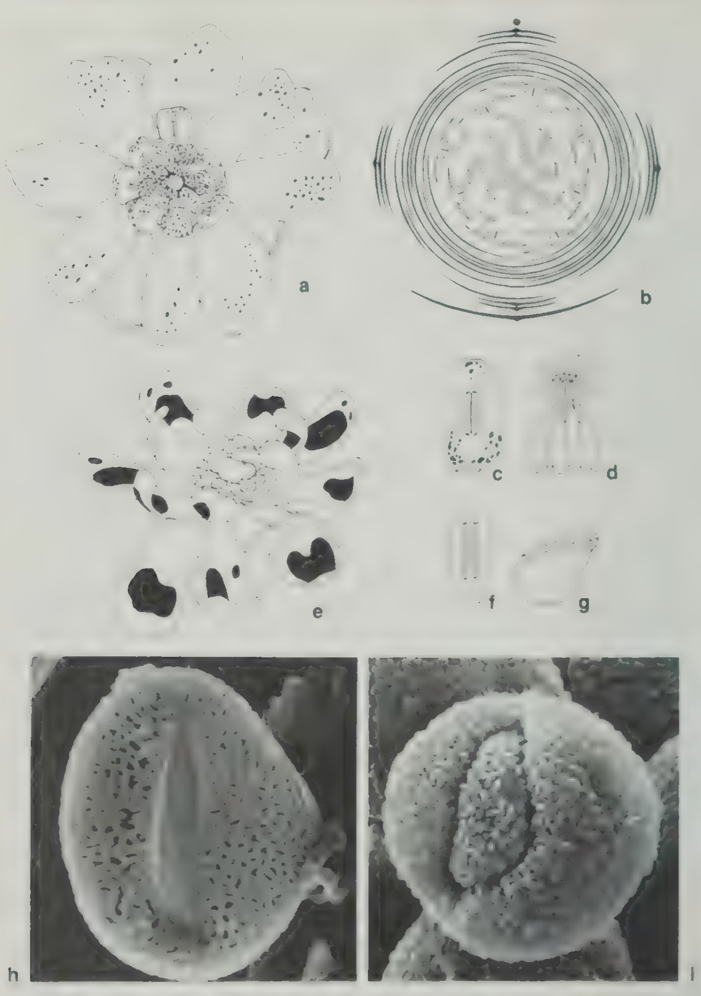


Abb. 67 Lebende Fossilien (*Magnoliales*) und fossiles Pollenkorn aus der Unterkreide. **a–d)** *Austrobaileya scandens*: a Blüte, b Blütendiagramm, c Staubblatt (von ventral), d Gynoecium (punktiert: Sekretkappe der Narben). **e–g)** *Degeneria vitiensis*: e Blüte, f Staubblatt (von dorsal), g Gynoecium. **h)** Fossiles monosulcates Pollenkorn von *Clavatipollenites* cf. *hughesii* aus der Unteren Kreide, ca. 130 Millionen Jahre alt. **i)** Rezentes monosulcates Pollenkorn von *Austrobaileya scandens* (a–d nach Endress, e nach Thien, f nach Bailey u. Smith, g nach Swamy, h aus Doyle u. Mitarb.: Pollen Spores 17 (1975) 453, mit Erlaubnis, i nach Endress u. Honegger)

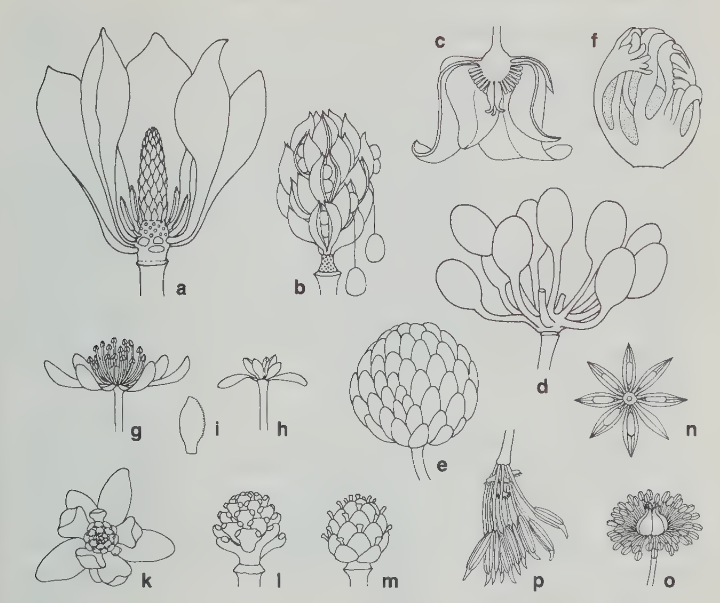


Abb. 68 **a–n)** *Magnoliales*. **o–p)** *Trochodendrales*. – a. *Magnolia* spec., Blüte b. *M. virginiana*, Frucht. c. *Asimina triloba*, halbierte Blüte. d. *Mitrephora micrantha*, Frucht. e. *Annona squamosa*, Frucht. f. *Myristica fragrans*, Same mit Arillus. **g–i)** *Tasmannia piperita*. g. Männliche Blüte. h. Weibliche Blüte. i. Karpell von der Seite (rechts Narbenkamm). **k–m)** *Kadsura japonica*. k. Männliche Blüte l. Androecium. m. Gynoecium (aus weiblicher Blüte). n. *Illicium verum*, Frucht von oben. o. *Trochodendron aralioides*, Blüte p. *Euptelea polyandra*, Blüte. (a nach Zimmermann, b. nach Sargent, c nach Baillon, f nach Endress, p nach Eckardt).

Zusammenhang (Duft, Narbensekret, dicke Antherenapices) (Abb. **68**c). Die Zahl der Karpelle und Samenanlagen variiert zwischen 1 und vielen. Fruchtformen sind vielfältig. Die apokarpen Karpelle entwikkeln sich zu Bälgen (ihre ruminierten Samen teils mit Arillus) oder zu fleischigen Beeren (Abb. **68**d). Bei *Annona,* von der einige Arten in den Tropen wichtige Obstfrüchte liefern, verwachsen die in ihrer Zahl stark vermehrten Karpelle miteinander sekundär zu einer kompakten, fleischigen Frucht (Abb. **68**e).

Eine Nachbarfamilie bilden die ebenfalls tropischen **Myristicaceae** (Muskatnußgewächse). Sie unterscheiden sich von ihnen durch ihre kleinen, eingeschlechtigen Blüten mit einfacher, 3zähliger, verwachsener Blütenhülle, wobei die männlichen meist Synandrien ausbilden, die weiblichen nur ein Karpell mit nur einer Samenanlage. Die reifen, fleischigen Karpelle öffnen sich dorsal und ventral und präsentieren

den großen, ruminierten, mit rotem Arillus bedeckten Samen (Abb. **68**f). Samen („Muskatnuß“) und Arillus („Muskatblüte“) von *Myristica fragrans* spielen als Gewürze eine wichtige Rolle.

Die **Winteraceae** gehören zu den wenigen tracheenlosen Familien der Angiospermen. Sie sind als Bäume und Sträucher hauptsächlich auf der Südhemisphäre verbreitet (mit Schwergewicht auf Neukaledonien). Die kleinen bis mittelgroßen, oft eingeschlechtigen Blüten sind spiralig gebaut (Abb. **68**g, h). Die in einigen Gattungen extrem schlauchförmigen Karpelle ohne Griffel und mit massiven Narbenkämmen (Abb. **68**i) enthalten mehrere Samenanlagen. Sie entwickeln sich zu kleinen, fleischig-mehligen Beeren. *Zygogynum* zeigt Ansätze zu funktionell unvollkommener Synkarpie. Als Bestäuber wurden Fliegen *(Tasmannia)*, Käfer *(Zygogynum)* und Thrips *(Belliolum)* beobachtet, die Narben- und Staubblattsekrete fressen.

Die beiden kleinen Familien **Schisandraceae** und **Illiciaceae** gleichen im Blütenbau den *Winteraceae*, unterscheiden sich von ihnen jedoch durch ihr tracheenführendes Holz und tricolpate Pollenkörner. Bei den **Schisandraceae** (Abb. **68**k–m) stehen die 2- bis mehrsamigen Karpelle spiralig und entwickeln sich zu saftigen Beeren, bei den **Illiciaceae** (Abb. **68**n) sind sie dagegen (ontogenetisch sekundär) wirtelig, basal verwachsen, mit nur je einer medianen Samenanlage und entwickeln sich zu sternförmigen Balgkapseln *(Illicium*, Sternanis).

Die 4 isolierten ostasiatischen Familien **Trochodendraceae, Tetracentraceae, Eupteleaceae** und **Cercidiphyllaceae** mit nur je 1–2 Arten unterscheiden sich von den übrigen *Magnoliales* durch das Fehlen von Ölzellen und (wie die *Schisandraceae* und *Illiciaceae)* durch tricolpaten Pollen. Sie werden deshalb oft als eigene Ordnung **Trochodendrales** von ihnen abgetrennt und vielfach mit den *Hamamelidales* in Verbindung gebracht. Evolutionsmäßig höchst interessant ist (1) das Fehlen von Tracheen bei den *Trochodendraceae* und *Tetracentraceae* und (2) die völlig perianthlosen Blüten bei den *Trochodendraceae* (Abb. **68**o). *Eupteleaceae* (Abb. **68**p) und *Cercidiphyllaceae* (primär oder sekundär?) und (3) weibliche Blüten aus einem einzigen Phyllom bei den *Cercidiphyllaceae*.

Literatur

Ehrendorfer, F. et al. 1979: Variation on the population, racial and species level in the primitive relic Angiosperm genus *Drimys (Winteraceae)* in South America. – Plant Syst. Evol. 132: 53–83

Endress, P. K. 1980: The reproductive structures and systematic position of the *Austrobaileyaceae*. – Bot. Jahrb. Syst. 101: 393–433.

Gottsberger, G. 1970: Beiträge zur Biologie von Annonaceen-Blüten. – Oesterr. Bot. Z. 118: 237–279.

Gottsberger, G. et al. 1980: Reproductive biology in the primitive relic Angio-

sperm *Drimys brasiliensis (Winteraceae)*. – Plant Syst. Evol. 135: 11–39.
Robertson, R. E., Tucker, S. C. 1979: Floral ontogeny of *Illicium floridanum*, with emphasis on stamen and carpel development. – Amer. J. Bot. 66: 605–617.
Thien, L. B. 1980: Patterns of pollination in the primitive Angiosperms. – Biotropica 12: 1–13.

Ordnung Laurales

Die *Laurales* schließen eng an die *Magnoliales* an. Sie unterscheiden sich von ihnen durch meist unilakunäre Knoten, durch die Tendenz, Blütenbecher auszubilden und besonders die Ovarien darin zu versenken. Die Antheren öffnen sich vielfach mit Klappen (Abb. **69**k), und die Filamente haben oft paarige Nektarien als Anhängsel (Abb. **69**l). Der Pollen ist monosulcat oder inaperturat. Die Karpelle haben nur eine, mediane Samenanlage.

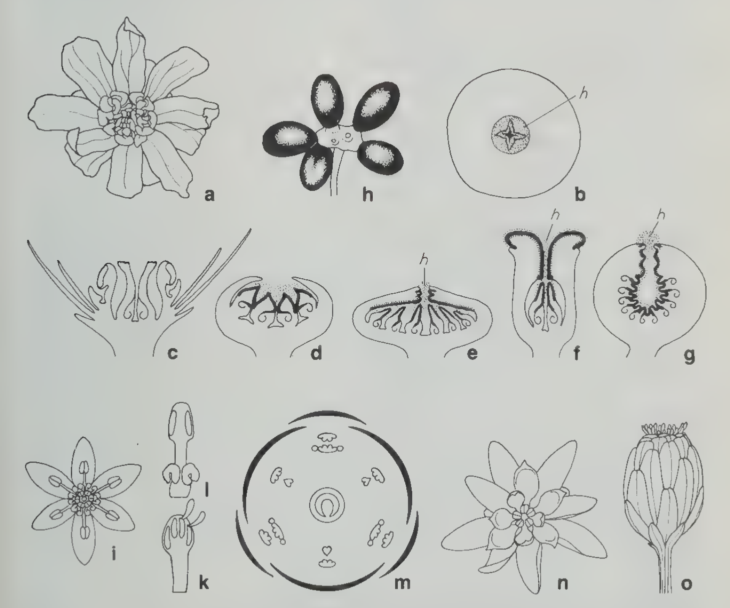


Abb. 69 *Laurales* – **a)** *Hortonia angustifolia*, Blüte. **b)** *Tambourissa purpurea*, weibliche Blüte, von oben. **c–g)** Schematische Blütenlängsschnitte. schwarz: sekretorisches Gewebe. punktiert: Sekret. h: Hyperstigma. c. *Hortonia angustifolia*. d. *Hedycarya dorstenioides*, weibliche Blüte. e. *Wilkiea huegeliana*, weibliche Blüte f. *Hennecartia omphalandra*, weibliche Blüte. g. *Tambourissa purpurea*, weibliche Blüte. **h)** *Steganthera ilicifolia*, Frucht. **i–m)** *Persea americana*. i. Blüte, k. Staubblatt des 1. Kreises, von ventral, l. Staubblatt des 3. Kreises von dorsal. m. Blütendiagramm. **n)** *Chimonanthus praecox*, Blüte. **o)** *Calycanthus occidentalis*, Frucht. (a–h nach Endress, m nach Mez).

Die kleine Familie der **Calycanthaceae** (Gewürzstrauchgewächse) ist von Interesse, da sie zwischen *Magnoliales* und *Laurales* vermittelt. Große, zumindest bei einigen Vertretern käferbestäubte Blüten mit spiraliger Phyllotaxis und tief in einen Blütenbecher versenkte Ovarien zeichnen die Familie aus (Abb. **69**n–o). Im Gegensatz zu allen anderen *Laurales* enthalten die Karpelle noch 2 Samenanlagen. Eine teils als separate Familie abgetrennte Gattung, *Idiospermum*, wurde erst 1972 aus dem tropischen Regenwald von Nordqueensland beschrieben. Bei ihr sind die sehr giftigen Samen und die (tri- bis tetrakotylen!) Embryonen fast faustgroß und gehören damit zu den allergrößten der Dikotylen.

Die artenreichste Familie bilden die **Lauraceae** (Lorbeergewächse). Ihr Blütenbau verhält sich ziemlich uniform. Fast immer sind die Organe in Dreierquirlen angeordnet (Abb. **69**i, m). Das konstant monomere Gynoecium entwickelt sich zu einer meist fleischigen Frucht. Die *Lauraceae* spielen in tropischen und subtropischen Wäldern vielerorts eine wichtige Rolle. In Europa sind sie heute nur noch mit *Laurus nobilis* (Lorbeer) vertreten. Noch im Tertiär war jedoch die Familie auch in Mitteleuropa reichlich vorhanden. Nutzpflanzen sind auch *Cinnamomum ceylanicum* (Zimt), *C. camphora* (Kampferbaum) und *Persea americana* (Avocadobaum).

Im Gegensatz zu den *Lauraceae* ist bei den mehr südhemisphärisch verbreiteten **Monimiaceae** der Blütenbau sehr vielfältig und erreicht im Extrem ganz ungewöhnliche Formen, die, würden Übergangsglieder fehlen, nicht mehr leicht als zusammengehörig erkannt werden könnten. Die bemerkenswerteste Evolutionstendenz zeigt sich in einer exzessiven Förderung des Blütenbechers, gleichzeitiger Reduktion des Perianths, Übergang von spiraliger zu wirteliger Phyllotaxis, Einschluß der Karpelle (bei weiblichen Blüten) in den Blütenbecher, Einsenkung in die Blütenbecherwand und Herausbildung einer „Übernarbe“ (Hyperstigma), gebildet vom oberen, zur Pore verengten Rand des Blütenbechers (Abb. **69**a–g). Bei den primitiveren Gattungen reifen die Früchtchen frei heran (Abb. **69**h), bei den spezialisierteren dagegen öffnet sich der Blütenbecher erst zur Fruchtzeit klappig und präsentiert dann oft mit Farbkontrasten die ornithochoren Früchtchen. Es ist mit dem Hyperstigma eine neue morphologische Organisationsstufe erreicht worden: „Angiokarpellie“, welcher freilich – gemessen an der Vielfalt der „nur“ angiospermen Vertreter der Angiospermen – kein Erfolg beschieden war.

Im Blütenbau den *Lauraceae* ähnlich, aber mit unterständigem Ovar, bilden die **Hernandiaceae** eine rein tropische Familie. Eine gewisse Mannigfaltigkeit wurde in der Fruchtdifferenzierung erreicht, an der das Perianth mit verschiedener Ausgestaltung beteiligt ist (Flugfrüchte, Schwimmfrüchte).

Hier können auch die **Chloranthaceae** angeschlossen werden. Von den *Piperales,* denen sie auch etwa zugerechnet werden, unterscheiden sie sich durch fehlendes Perisperm und unterständigen Fruchtknoten. Sie haben eine disjunkte, meist tropische Verbreitung. Der Gattung *Sarcandra* fehlen Tracheen. Der Pollen von *Ascarina* ähnelt wie *Austrobaileya* den ältesten mutmaßlichen Angiospermenpollen aus der Unterkreide *(Clavatipollenites).* Die Blüten sind teils eingeschlechtig und auf ein einziges Phyllom beschränkt.

Literatur

Blake, S. T. 1972: *Idiospermum (Idiospermaceae),* a new genus and family for *Calycanthus australiensis.* – Contr. Queensland Herb. 12.

Endress, P. K. 1972: Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embryologie und Systematik bei *Laurales.* – Bot. Jahrb. Syst. 92: 331–428.

– 1980: Ontogeny, function and evolution of extreme floral construction in *Monimiaceae.* – Plant Syst. Evol. 134: 79–120.

Gottlieb, O. R. 1972: Chemosystematics of the *Lauraceae.* – Phytochemistry 11: 1537–1570.

Kuprianova, L. A. 1981: Palynological data on the family *Chloranthaceae,* its relationships and the history of distribution. – Bot. Zurn. USSR 66: 3–15.

Ordnung Ranunculales

Im Gegensatz zu den *Magnoliales* und *Laurales* sind die *Ranunculales* vorwiegend krautige Pflanzen ohne Ölzellen und mit tricolpatem Pollen, oft mit geteilten Blättern (Abb. **70**i, k).

Die progressivste, in gemäßigten Regionen bekannteste Familie sind die **Ranunculaceae** (Hahnenfußgewächse). Sie zeigen eine erstaunliche Vielfalt in blütenbiologischen Spezialisierungsrichtungen und teils für die *Magnoliidae* ungewöhnlich hohe Elaborationen im Blütenbau. Bemerkenswert ist die Koexistenz von spiraliger (z. B. *Ranunculus,* Abb. **51**a, c, d, **70**e, **71**c) und wirteliger (meist 3- oder 5merer) (z. B. *Aquilegia,* Abb. **70**f, **71**i) Blütenphyllotaxis in der Familie, teils sogar in der gleichen Gattung *(Anemone).* Im Perianth treten verschiedene Fibonacci-Zahlen bevorzugt auf (5, 2 × 3, 8, 13) (Abb. **70**a–d). Als Schauorgane sind (1) Kelchblätter *(Caltha),* (2) Kronblätter *(Ranunculus)* oder (3) Stamina *(Hydrastis)* entwickelt. In einigen Gattungen ist der Schauapparat komplexer, indem 2 dieser Organkategorien in wechselndem Ausmaß beteiligt sind: z. B. bei *Thalictrum* (1,3) (Abb. **71**h) oder *Trollius* (1,2). Häufig wird in den Blüten Nektar sezerniert, meist auf den Kronblättern bzw. Staminodien, selten an den Karpellflanken *(Caltha),* einige Gattungen bilden reine Pollenblumen aus *(Adonis).* Nektardrüsen liegen meist in Vertiefungen der Kronblattoberseite, oder die Phyllome sind becherförmig gestaltet (Abb. **71**b–d). Bei den faustgroßen Blüten der andinen Gattung *Laccopetalum* entwickeln sich bis zu 30 Nektargruben auf einem Kronblatt (Abb. **71**g). Die Blüten der Akelei *(Aquilegia)* enthalten 5 nektarführende Sporne (Abb. **71**i). *Thalictrum* ist bemerkenswert

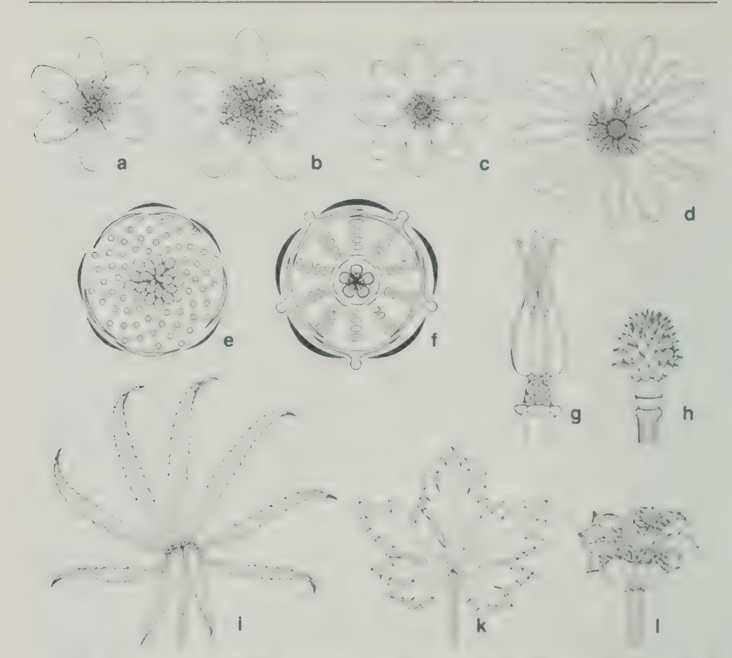


Abb. 70 *Ranunculaceae.* – **a–d)** *Anemone*-Arten mit verschiedenen Fibonacci-Zahlen in der Blütenhülle. a. *Anemone nemorosa* (2 × 3). b. *A. ranunculoides* (5). c. *A. baldensis* (8). d. *A. blanda* (13). **e)** *Ranunculus acris*, Blütendiagramm. **f)** *Aquilegia vulgaris*, Blütendiagramm. **g)** *Helleborus lividus*, Gynoecium nach der Anthese. **h)** *Adonis amurensis*, Gynoecium nach der Anthese. **i)** *Helleborus foetidus*, Laubblatt. **k)** *Ranunculus acris*, Laubblatt. **l)** *Caltha palustris*, reife Frucht. (e nach Schoffel, f nach Eichler).

durch sein Schwanken zwischen Windblütigkeit (*Th. dioecum* mit unscheinbaren, eingeschlechtigen Blüten) und Insektenblütigkeit (auffällige Zwitterblüten bei *Th. aquilegiifolium*) (Abb. **71**h). Hochelaboriert sind die Gattungen mit zygomorphen Blüten: *Aconitum* und *Delphinium* mit synorganisierten Blütenspornen, an denen Kelch- und Kronblätter beteiligt sind (Abb. **71**k, l). Die nektarführenden Kronblätter sind hier kompliziert gebaut, wie auch schon bei der nahe verwandten, aber noch radiärsymmetrischen *Nigella* (Abb. **71**e, f, m). Die Karpelle sind je nach Gattung mehrsamig (Abb. **70**g) oder einsamig (Abb. **70**h). Bei der Reife öffnen sich die mehrsamigen balgartig (z. B. *Caltha*, Abb. **70**l), die einsamigen bleiben geschlossen und entwickeln z. T. Klett- oder Flugakzessorien *(Anemone, Pulsatilla)*. Bei Einsamigkeit kann die Karpellzahl kompensatorisch stark vermehrt sein (*Anemone*-Arten, *Laccopetalum)*.

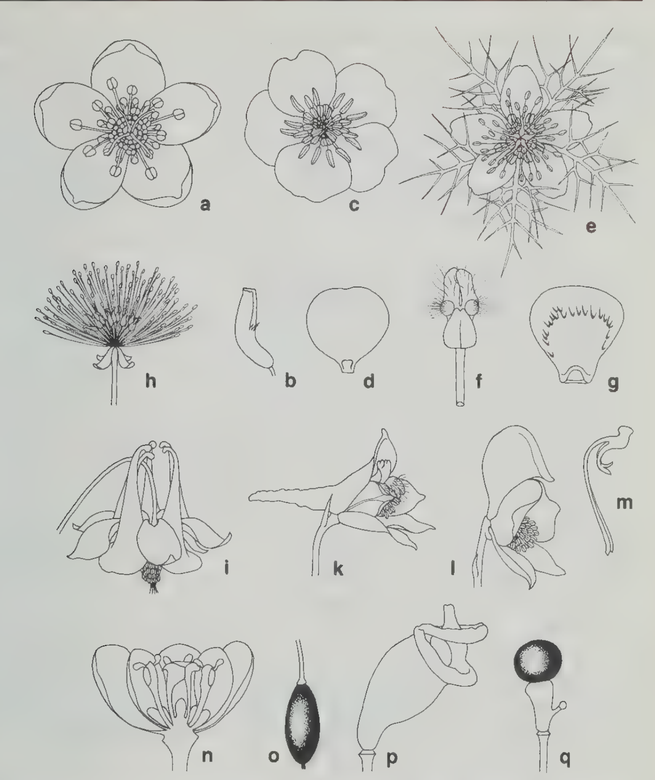


Abb. 71 *Ranunculaceae, Berberidaceae.* – **a–b)** *Helleborus lividus.* a. Blüte b. Kronblatt v. d. Seite. **c–d)** *Ranunculus bulbosus.* c. Blüte d. Kronblatt von ventral. **e–f)** *Nigella damascena.* e. Blüte f. Kronblatt von ventral. **g)** *Laccopetalum giganteum,* Kronblatt von ventral. **h)** *Thalictrum aquilegiifolium,* Blüte. **i)** *Aquilegia vulgaris,* Blüte. **k)** *Delphinium elatum,* Blüte. **l–m)** *Aconitum napellus,* 1. Blüte. m. Kronblatt v. d. Seite. **n–o)** *Berberis vulgaris.* n. Blüte, längs halbiert. o. Frucht. **p)** *Jeffersonia diphylla,* Frucht. **q)** *Caulophyllum thalictroides,* Frucht („gymnosperm"!). (g nach Hiepko, n nach Le Maout u. Decaisne).

Die *Ranunculaceae* sind durch viele Zier- und Giftpflanzen bekannt (z. B. *Aquilegia:* Akelei, *Delphinium:* Rittersporn, *Aconitum:* Eisenhut). Isochinolin-Alkaloide sind charakteristisch.

Die vorwiegend in nördlich gemäßigten Gebieten vertretenen **Berberidaceae** (Berberitzengewächse) schließen eng an die *Ranunculaceae* an. In der Blütenstruktur sind sie einförmiger durch fast immer zyklische Phyllotaxis (meist Trimerie) und durchweg einkarpellige Gynoecien. Die Karpelle sind bis zuoberst ascidiat (Abb. **55**d, **71**n, **74**a). Blüten-

biologisch zeigt sich in mancher Beziehung eine ähnliche Radiation, indem (1) Kelch, (2) Krone und (3) Androecium in wechselndem Ausmaß als Schauorgane ausgebildet werden: (1) und (2) z. B. bei *Epimedium* (Abb. **74**a), (3) bei *Achlys*, und indem Nektar, wenn überhaupt, auf den Kronblättern dargeboten wird. Verbreitungsbiologisch jedoch erscheinen die *Berberidaceae* erstaunlich vielfältig trotz einheitlichem Bauplan des Gynoeciums. Den häufigsten Diasporentyp

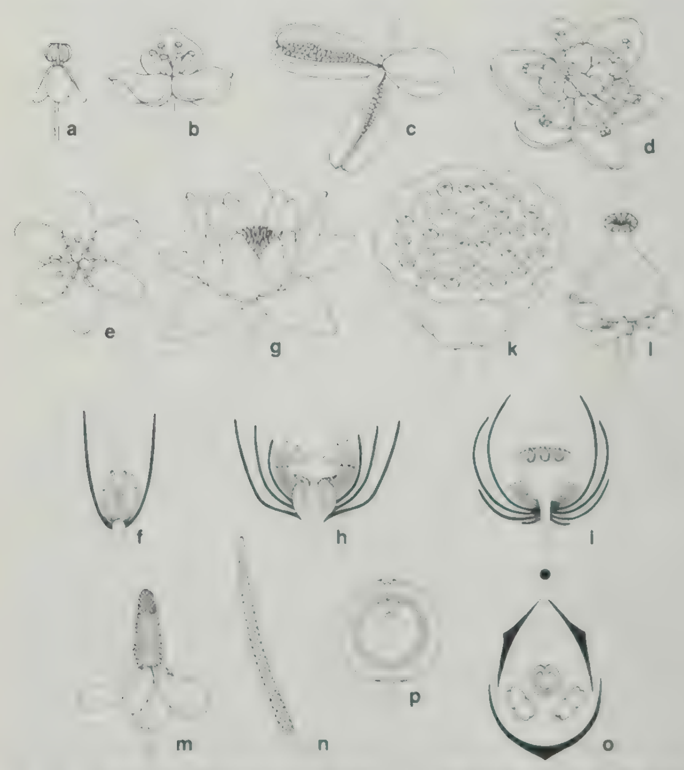


Abb. 72 *Ranunculales, Nymphaeales, Piperales* – **a–c)** *Akebia quinata*. a. Männliche Blüte. b. Weibliche Blüte. c. Frucht. **d)** *Sinomenium acutum*, weibliche Blüte. **e–f)** *Cabomba piauhyensis*. e. Blüte. f. Blütenlängsschnitt (punktiert: Karpelle, schwarz: Perianth). **g–h)** *Nymphaea tetragona*. g. Blüte. h. Blütenlängsschnitt. **i–k)** *Nelumbo nucifera*. i. Blütenlängsschnitt. k. Frucht. **l)** *Nuphar luteum*, Frucht. **m)** *Houttuynia cordata*, Blütenstand. **n)** *Peperomia* argyreia, Blütenstand. **o–p)** *Piper nigrum*. o. Blütendiagramm. p. Frucht, längsgeschnitten, mit Perisperm. (c nach Gundersen, f, h, i nach Meusel & Mühlberg, o, p nach Baillon).

stellen Beeren dar (z. B. *Berberis, Podophyllum)* (Abb. **71**o), daneben gibt es Balgsonderformen, „Rachenbälge“ *(Jeffersonia,* Abb. **71**p), z. T. kombiniert mit elaiosomenführenden Samen *(Vancouveria,* Abb. **74**b), früh zerfallende ballonartige Früchte *(Leontice)* und sogar „Gymnospermie“ mit blauen, beerenartigen Samen *(Caulophyllum,* Abb. **71**q). Im Blütenbau zeigen sich auch Anklänge an die *Lauraceae* durch gelegentliche Klappenantheren (Abb. **71**n), paarige Filamentanhängsel (hier jedoch ohne Nektarsekretion), durch die trimeren Blüten und das einkarpellige Gynoecium.

Die **Lardizabalaceae** sind Lianen und Sträucher mit zerstückelter Verbreitung (Ostasien und Südamerika). Wie bei den *Berberidaceae* bilden die Blütenorgane Dreierquirle. Abweichend von ihnen jedoch sind die Blüten eingeschlechtig, und das Gynoecium besteht aus 3 oder 6 Karpellen, die plikat gebaut sind (Abb. **72**a, b). Die Samenanlagen befinden sich entweder wie üblich in 2 Reihen entlang dem Ventralspalt *(Decaisnea)* oder aber in großer Zahl in laminal-diffuser Stellung *(Akebia)*. Die Karpelle entwickeln sich zu großen „Beerenbälgen“ (Abb. **72**c). Die Stamina tendieren zur Verwachsung *(Decaisnea)*.

Ebenfalls Lianen, aber von überwiegend tropischer Verbreitung, kommen bei den **Menispermaceae** (Mondsamengewächsen) vor. Holzige Vertreter besitzen ein anomales sekundäres Dickenwachstum. Die durchweg eingeschlechtigen Blüten sind klein, und die meist 3 Karpelle (Steinfrüchtchen) enthalten nur je 1 (–2) gekrümmte Samen („Mondsamengewächse“!) (Abb. **72**d). Die Tendenz zur Synandrie ist hier noch weiter geführt als bei den *Lardizabalaceae:* im Extremfall *(Stephania)* bildet das Androecium ein einheitliches, tischchenförmiges Gebilde, das sich mit einem einzigen Ringriß öffnet.

Literatur

Berg, R. Y. 1972: Dispersal ecology of *Vancouveria (Berberidaceae)*. – Amer. J. Bot. 59: 109–122.

Jensen, U. 1971: Zur systematischen Stellung der *Helleborinae (Ranunculaceae)*. Ein vergleichend-serologischer Beitrag – Taxon 20: 747–758.

Kürbs, S. 1973: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Ranunculaceen-Fiederblättern I/II. – Bot. Jahrb. Syst. 93: 130–167/325–371.

Lang, B. 1977: Vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gynoecium einiger *Nigella*-Arten *(Ranunculaceae)*. – Bot. Jahrb. Syst. 98: 289–335.

Okada, H., Tamura, M. 1979: Karyomorphology and relationship in the *Ranunculaceae*. – J. Jap. Bot. 54: 65–77.

Ordnung Nymphaeales

Die *Nymphaeales* sind durchweg krautige Wasserpflanzen mit vielfach peltaten Schwimm- oder Luftblättern, deren kuchenblechartige Sprei-

ten bei *Victoria* über 1 m Durchmesser erreichen. Sie stellen eine außerordentlich prominente Gruppe für Probleme der frühen Angiospermenevolution dar. Besonderes Interesse verdienen sie durch ihre Zwischenstellung zwischen den Dikotylen und Monokotylen. Die Interpretation der *Nymphaeales* als besonders altertümliche Angiospermengruppe wird nicht nur durch diese Brückenstellung nahegelegt, sondern noch zusätzlich bestärkt durch Fossilfunde von nymphaealesartigen Blättern aus der Mittleren Kreide. Es wird von Paläobotanikern die Ansicht vertreten, daß die *Nymphaeales* sich früh als Wasserpflanzen unter den Angiospermen profiliert haben und eventuell schon in der Wasserpflanzenvegetation der Unter- oder Mittelkreide wichtig wurden.

Mit Ausnahme von *Nelumbo* sind die *Nymphaeales* tracheenlos. Gegensätzliche Evolutionstendenzen führten einerseits zu riesigen, reichgliedrigen *(Victoria)*, andererseits zu winzigen, armgliedrigen Blüten *(Ceratophyllum)*.

Bei den **Nymphaeaceae** (Seerosengewächsen) zeigen die Blüten in ihrer Konstruktion teils sehr konservative Züge, kombiniert mit eigentümlichen Spezialbildungen. Besonders bei großblütigen Gattungen spielen Käfer als Bestäuber eine wichtige Rolle. Hier sind die massiven Perianthblätter und die flächigen Stamina spiralig angeordnet, das Gynoecium synkarp aus extrem aszidiaten Karpellen, das Ovar oft unterständig (Abb. **72**g, h, l). Bemerkenswert ist ferner die laminal-diffuse Plazentation, verbunden mit massiver Schleimsekretion im Karpellinnern, wobei der Schleim als Transmissionsmedium für die Pollenschläuche dient. Die Gattung *Cabomba* mit mittelgroßen Blüten ist insofern bemerkenswert, als ihre Blütenorgane in Dreierquirlen stehen, mit Ausnahme der Stamina, die zu 6 in einem Kreis mit den Perianthblättern alternieren (Abb. **72**e, f). Diese Stellung von Perianth und Androecium gleicht jener bei primitiven Monokotylen (Gattung *Alisma* der *Helobiae*, Abb. **108**a). Abweichend verhalten sich allerdings die freien Karpelle, die wie bei den großblütigen Gattungen extrem aszidiat gebaut sind und eine laminale Plazentation (mit allerdings nur je 3 Samenanlagen) aufweisen.

Die kleinen, eingeschlechtigen Blüten der **Ceratophyllaceae** (Hornblattgewächse) werden unter Wasser bestäubt.

Als stärker verschieden vom Kern der *Nymphaeales* erweisen sich die **Nelumbonaceae** (Lotosblumengewächse). Der Blütenboden ist einer Gießkannenbrause ähnlich verbreitert. In die zahlreichen Vertiefungen eingesenkt sind die freien, einsamigen Karpelle (Abb. **72**i, k), die sich zu eßbaren Nüßchen entwickeln. Auch serologisch, durch den tricolpaten Pollen und das Vorkommen von Tracheen unterscheidet sich die Familie stark von den übrigen *Nymphaeales*.

Literatur

Batygina, T. B. et al. 1980: The comparative embryology of some representatives of the orders *Nymphaeales* and *Nelumbonales*. – Bot. Žurn. USSR 65: 1071–1087.

Gupta, S. C., Ahluwalia, R. 1979: The anther and ovule of *Nelumbo nucifera* – a re-investigation. – J. Ind. Bot. Soc. 58: 177–182.

Haines, R. W., Lye, K. A. 1975: Seedlings of *Nymphaeaceae*. – Bot. J. Linn. Soc. 70: 255–265.

Meeuse, B. J. D., Schneider, E. L. 1980: *Nymphaea* revisited: a preliminary communication. – Israel J. Bot. 28: 65–79.

Schneider, E. L. 1979: Pollination biology of the *Nymphaeaceae*. – Md. Agric. Exp. Sta. Spec. Misc. Publ. 1: 419–430.

Schneider, E.L., Buchanan, J. D. 1980: Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. XI. The floral biology of *Nelumbo pentapetala*. – Amer. J. Bot. 67: 182–193.

Simon, J.-P. 1971: Comparative serology of the order *Nymphaeales*. II. Relationships of *Nymphaeaceae* and *Nelumbonaceae*. – Aliso 7: 325–350.

Weidlich, W. H. 1980: The organization of the vascular system in the stems of the *Nymphaeaceae*. III. *Victoria* and *Euryale*. – Amer. J. Bot. 67: 790–803.

Ordnung Aristolochiales

Die *Aristolochiales* sind vor allem charakterisiert durch Blütenspezialisierungen, die mit verbreiteter Sapromyophilie zusammenhängen (Bestäubung durch Aas- und Kotfliegen, teilweise auch Aaskäfer). Dabei wird von den Blüten olfaktorisch und oft auch optisch Aas oder Kot imitiert. Trübbraune Blütenfarben und Fleckenmuster kommen häufig vor. Kesselfallen mit „Lichtfenstern" (durchscheinenden Flekken in der Kesselwand) und mehr oder weniger effizienten Reusen (Diaphragmen) treten bei *Aristolochiaceae* und *Rafflesiaceae* auf (Abb. **73**k, o). Die Blüten sind fleischig und im Extremfall riesengroß (*Aristolochia grandiflora* mit dem Anhängsel über 1 m lang, *Rafflesia arnoldii* bis zu 90 cm im Durchmesser) und stellen damit die größten Blüten überhaupt dar. Die Stamina sind meist unter sich verwachsen oder mit dem Gynoecium zu einem Gynostemium vereint. Das Ovar ist unterständig und vielsamig. Gemeinsam bei Vertretern aller 3 Familien findet sich auch sukzedane Pollenentwicklung, bei einem Teil der *Aristolochiaceae* und *Hydnoraceae* monosulcater Pollen.

Die konservativen **Aristolochiaceae** (Osterluzeigewächse) lassen die Ordnung an die *Magnoliales* anschließen, und zwar am ehesten an die *Annonaceae*. Von Interesse ist auch, daß bei beiden Familien gemeinsame „Monokotylen"-Merkmale vorkommen (trimere Perianthwirtel, adossierte Vorblätter, sukzedane Pollenentwicklung, Siebröhrenplastiden vom P-Typ).

Die *Aristolochiaceae* bilden die arten- und formenreichste Familie der Ordnung. Sie umfaßt Stauden und Lianen mit ursprünglich 3zähligen, radiärsymmetrischen Blüten. Als Grundformel der Blüten läßt sich aufstellen: K (3) C 3 oder O A x · 3 G 6–4. Die Hauptgattungen sind *Saruma*, *Asarum* (Haselwurz) und *Aristolochia* (Osterluzei). *Saruma*

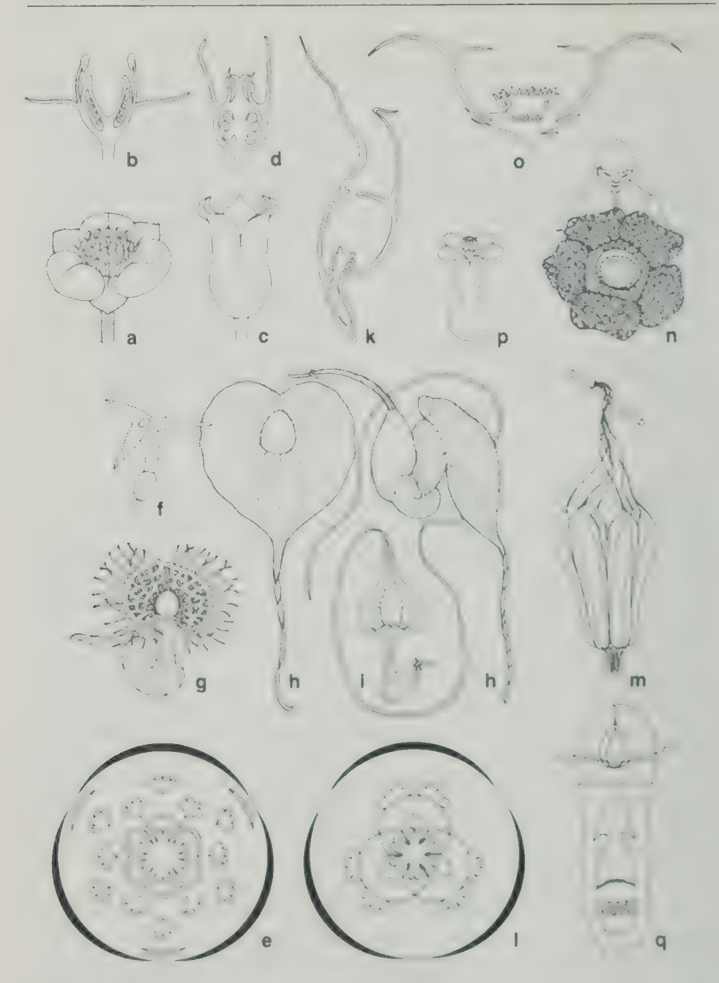


Abb. 73 *Aristolochiales.* – **a–b)** *Saruma henryi.* a. Blüte. b. Blütenlängsschnitt. **c–e)** *Asarum europaeum.* c. Blüte. d. Blütenlängsschnitt. e. Blütendiagramm. **f)** *Aristolochia triactina,* Blüte. **g)** *A. fimbriata,* Blüte. **h)** *A. grandiflora,* Blüte von vorn und von der Seite. **i)** *A. macrura,* Blüte. **k)** *A. lindneri,* Blütenlängsschnitt. **l)** *A. sipho,* Blütendiagramm. **m)** *A. elegans,* Frucht. **n–o)** *Rafflesia arnoldii.* n. Blüte. o. Blütenlängsschnitt. **p)** *Cytinus hypocistis,* weibliche Blüte. **q)** *Hydnora africana,* in den Boden eingesenkte Blüte, unten längsgeschnitten. (a, b nach Oliver, d nach Solereder, e, l nach Eichler, f–h nach Schmidt, i nach Ahumada, k nach Lindner, o nach Meijer, q nach Vogel).

aus China besteht zwar nur aus einer Art, ist aber durch ihre am wenigsten abgeleiteten Blüten von Bedeutung (nur schwache Synkarpie, Ovar nur halbunterständig, Abb. **73**a, b). Ähnliche Blüten hat *Asarum,* jedoch bereits mit ganz unterständigem und synkarpem Ovar (Abb. **73**c–e). Am formenreichsten entwickelt ist die Gattung *Aristolochia.* Bei ihr ist das Perianth zygomorph gebaut, im Vergleich zum Androecium und Gynoecium oft sehr groß und teilweise äußerst elaboriert und bizarr (Farbmuster, z. T. Anhängsel, Abb. **73**f–l). Bestäubungsbiologisch und evolutionär bemerkenswert bei den meist sapromyophilen Arten sind mechanische Isolationsmechanismen durch raffinierte Schachtsysteme, welche den Besucherkreis stark einschränken; aber auch die Pilzmimese bei einigen *Aristolochia-* und *Asarum-*Arten (Geruch, lamellenförmige oder wabige Oberflächenstrukturen im Blüteninnern), wobei die Bestäubung durch Pilzmücken erfolgt. Die Früchte stellen Kapseln dar, die bei Asarum nach der Öffnung zerfallen und die elaiosomenführenden Samen freigeben, bei *Aristolochia* dagegen laternenartig entwickelt sind und flache Flugsamen entlassen (Abb. **73**m).

Die **Rafflesiaceae** unterscheiden sich von den *Aristolochiaceae* vor allem dadurch, daß sie chlorophyll- und wurzellose Parasiten darstellen, die mit verzweigten Zellfäden ins Gewebe ihrer Wirtspflanzen eindringen. Die Extremformen, die kleinblütigen Gattungen *Cytinus* (mediterran) (Abb. **73**p) und *Pilostyles* (nordamerikanisch) und die riesenblütige malesische Gattung *Rafflesia* (Abb. **73**n, o) umfassen eine große Spannweite. *Cytinus* wird von Bienen bestäubt, langrüßlige Arten können den Nektar aus 4 separaten Taschen gewinnen. *Rafflesia-*Arten dagegen haben sapromyophile Kesselfallenblüten. Bei ihnen ist das Androecium und Gynoecium stark abgewandelt (Antheren porizid und mit labyrinthartig verzweigten Pollensäcken, Ovarhöhle ebenfalls labyrinthartig mit extrem vielen Samenanlagen, Karpellzahl unbekannt, vielleicht unbestimmbar). *Cytinus* wächst auf *Cistus-*Arten, *Rafflesia* auf Vitaceen.

Die bizarren Fallenblüten der afrikanischen und südamerikanischen **Hydnoraceae** ragen nur mit ihrer oberen Hälfte zum Erdboden heraus (Abb. **73**q). Die Perianthblätter sind an der Spitze vereinigt und lassen seitliche Eingänge offen. Die leuchtend rote Perianthinnenseite wird an diesen Öffnungen sichtbar, die zudem teils mit Borsten besetzt sind. Als Bestäuber wirken Aaskäfer. Von den *Rafflesiaceae* unterscheiden sie sich ferner durch das Vorhandensein von „Rhizomen".

Literatur

Behnke, H.-D. 1971: Zum Feinbau der Siebröhrenplastiden von *Aristolochia* und *Asarum (Aristolochiaceae).* – Planta 97: 62–69.

Brantjes, N. B. M. 1980: Flower morphology of *Aristolochia* species and the consequences for pollination. – Acta Bot. Neerl. 29: 212–213.

Cocucci, A. E. 1976: Estudios en el genero *Prosopanche (Hydnoraceae)*. III. Embriologia. – Kurtziana 9: 19–39

Takhtajan, A. L., Meyer, N. R. 1979: On the morphology of pollen grains of the family *Hydnoraceae* in relation to its systematic position. – Bot. Žurn. USSR 64: 1774–1777.

Vogel, St. 1978: Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. – Flora 167: 329–398.

Ordnung Piperales

Die *Piperales* umfassen nur 2 Familien. Sie lassen sich am ehesten an die *Laurales* anschließen, mit denen sie Ölzellen und kleine, z. T. 3zählige Blüten gemeinsam haben. Allerdings überwiegen bei den *Piperales* krautige oder wenig verholzte Formen. Die perianthlosen Blüten sitzen zahlreich in kolbigen Blütenständen (Abb. **72**m, n). Orthotrope Samenanlagen und ein Perisperm sind ferner charakteristisch.

Die kleine Familie der **Saururaceae**, gemäßigte Krautpflanzen, zeigen als wichtige Evolutionstendenz Pseudanthienbildung unter Einbezug auffälliger Hochblätter an der Kolbenbasis *(Anemopsis, Houttuynia)* (Abb. **72**m).

Die viel artenreicheren, überwiegend tropischen **Piperaceae** (Pfeffergewächse) haben meist einkarpellige Blüten mit immer nur einer Samenanlage im Gegensatz zu den *Saururaceae* (Abb. **72**o). Eigentümlich sind ferner tetrasporische Embryosäcke. Die Steinfrüchte von *Piper nigrum* kommen als schwarzer oder weißer Pfeffer in den Handel (Abb. **72**p).

Literatur

Burger, W. C. 1972: Evolutionary trends in the Central American species of *Piper (Piperaceae)*. – Brittonia 24: 356–362.

Tucker, S. C. 1979: Ontogeny of the inflorescence of *Saururus cernuus (Saururaceae)*. – Amer. J. Bot. 66: 227–336.

– 1980: Inflorescence and flower development in the *Piperaceae*. I. *Peperomia*. – Amer. J. Bot. 67: 686–702.

Weberling, F. 1970: Weitere Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dikotylen. V. *Piperales*. – Beitr. Biol. Pfl. 46: 403–434.

Yi-Zhen, X. 1980: Studies of pollen morphology in the order *Piperales*. – Acta Bot. Sinica 22: 323–329.

Ordnungen Papaverales und Capparales

Von den früher aufgrund vielfältiger morphologischer Ähnlichkeiten als **Rhoeadales** zusammengefaßten Familien werden heute üblicherweise die *Papaveraceae* als **Papaverales** gegenüber dem Rest der Gruppe, den **Capparales**, bestehend aus den *Capparaceae* (einschl. *Tovariaceae*), *Cruciferae (= Brassicaceae)*, *Resedaceae* und *Moringaceae*, scharf getrennt. Den Ausschlag dazu haben biochemische Befunde gegeben: Die *Papaveraceae* sind durch Isochinolin-Alkaloide

charakterisiert und finden damit ihren schon lange auch morphologisch begründeten Anschluß an die *Ranunculales (Ranunculaceae, Berberidaceae).* Die übrigen Familien jedoch stehen isoliert durch ihren Besitz von Glucosinolaten (Senfölglucosiden). Auch im Blütenbau gibt es Unterschiede, namentlich in der Ontogenese des Androeciums bei polyandrischen Formen. Deshalb werden die beiden Ordnungen heute meist als nicht näher verwandt betrachtet, dabei die *Papaverales* an die *Ranunculales (Berberidaceae)* und die *Capparales* an die *Violales* angeschlossen. In systematischen Darstellungen sind sie dann weit voneinander entfernt plaziert.

Wir fassen die Familien hier gemäßigt konservativ als zwar in zwei scharf getrennte Gruppen zerfallend, aber doch grundsätzlich nahe miteinander verwandt auf. Die *Capparales,* weitaus artenreicher als die *Papaverales,* sind sozusagen ein besonders erfolgreicher Seitenast der *Papaverales,* erfolgreich vielleicht gerade auch dank ihrer biochemischen Erfindung der Senfölglucoside und dem kompensatorischen Verlust der Alkaloide. Außer den biochemischen häufig genannte Unterschiede zwischen den beiden Ordnungen, etwa im Pollenbau und der Embryologie, sind nicht relevant, im Gegenteil, auch hier gibt es Übereinstimmungen. Struktur der Blüten und Früchte bei den *Papaveraceae* sowie *Cruciferae* und *Capparaceae* erscheinen in vielem sehr ähnlich und zeigen vielfach parallele Evolutionstendenzen. Die Blüten sind grundsätzlich als aus 6 alternierenden Zweierquirlen aufgebaut vorstellbar und zeigen Disymmetrie (2 Symmetrieebenen): Perianth 2 + 2 + 2 A 2 + 2 G 2 (transversal). Der äußere Perianthkreis ist gewöhnlich kelchartig, der innere kronartig differenziert, der mittlere verhält sich verschieden. Der mittlere ist gelegentlich leicht oder stärker ausgesackt als Nektarbehälter (Abb. **74** I–III, VI). Nektarien, wenn vorhanden, sitzen am Grunde der Stamina. Das Ovar ist vielfach relativ schlank, die Plazenten parietal, die Samenanlagen bitegmisch, campylotrop (Abb. **74** V, VII). Der Griffel ist kurz, dafür ist gelegentlich ein Gynophor entwickelt (allgemein bei *Capparaceae,* seltener bei *Cruciferae* und *Papaveraceae).* Die Narbe ist ringwulstförmig (Abb. **74** V) mit Tendenz zu kommissuraler Aufwölbung bei *Cruciferae* und einzelnen *Papaveraceae.* Eine Spaltungs- oder Vermehrungstendenz der Organe in verschiedenen Bereichen der Blüte zeigt sich immer wieder: innerer Perianthkreis *(Cruciferae, Capparaceae, Hypecoum* der *Papaveraceae)* (Abb. **75**h, **76**a, p, r), Androecium (*Cruciferae* median, *Fumarioideae* median, polyandrische *Papaveraceae* [zentripetal] und *Capparaceae* [zentrifugal]) (Abb. **75**c, f, h, m, r, **76**a, o, p, s–u), Gynoecium (verschiedene *Papaveroideae,* einige *Capparaceae)* (Abb. **75**n–p, r, **76**t). Die Früchte sind häufig Schoten (Abb. **74**IV). Als weitere bemerkenswerte Spezialisierungen kommen in beiden Ordnungen Turgorschleuderer vor *(Corydalis; Cardamine),* ebenso Elaiosomen (viele *Papaveraceae; Cleome).*

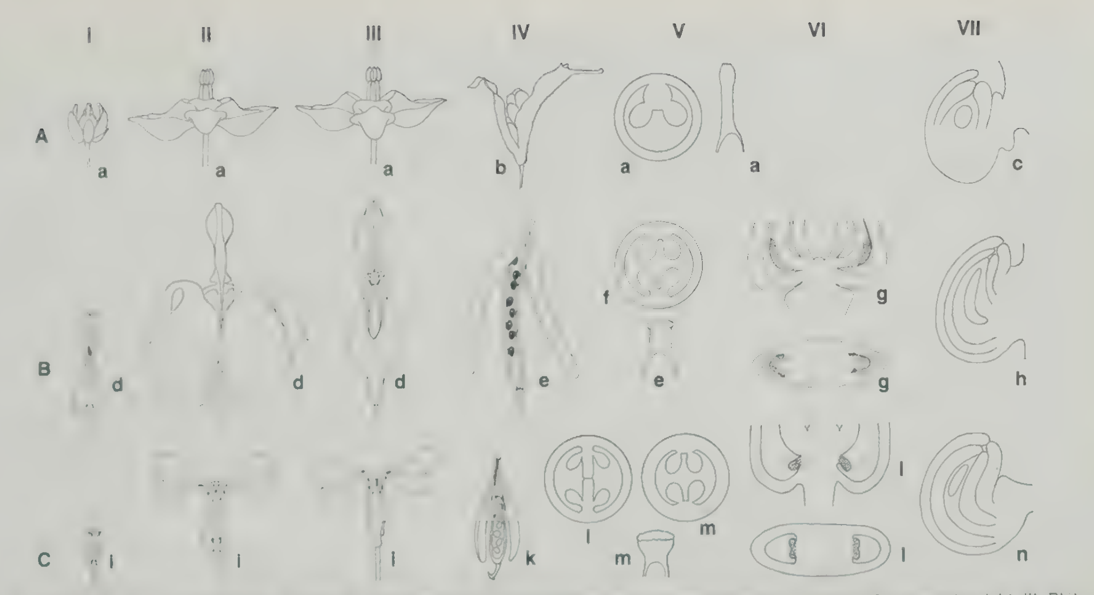


Abb. 74 *Berberidaceae, Papaveraceae, Cruciferae, Capparaceae.* – I. Blütenknospen, Transversalansicht. II. Blüten, Transversalansicht. III. Blüten, Medianansicht. IV. Reife Früchte. V. Ovarquerschnitte und Griffel-Narben-Region. VI. Längsschnitte und Querschnitte durch gespornte Blütenbasis mit den 2 Nektardrüsen (punktiert). VII. Samenanlagen. – A. *Berberidaceae.* B. *Papaveraceae.* C. *Cruciferae/Capparaceae.* – **a)** *Epimedium alpinum.* **b)** *Vancouveria chrysantha.* **c)** *Epimedium macranthum.* **d)** *Dicentra spectabilis.* **e)** *Chelidonium majus.* **f)** *Corydalis cava.* **g)** *Dicentra formosa.* **h)** *Fumaria parviflora.* **i)** *Lunaria annua.* **k)** *Sisymbrium officinale.* **l)** *Aubrietia columnae.* **m)** *Cleome hybrida.* **n)** *Farsetia hamiltonii.* (b nach Berg, c nach Kumazawa, h nach Saksena, k nach Thellung, n nach Prasad).

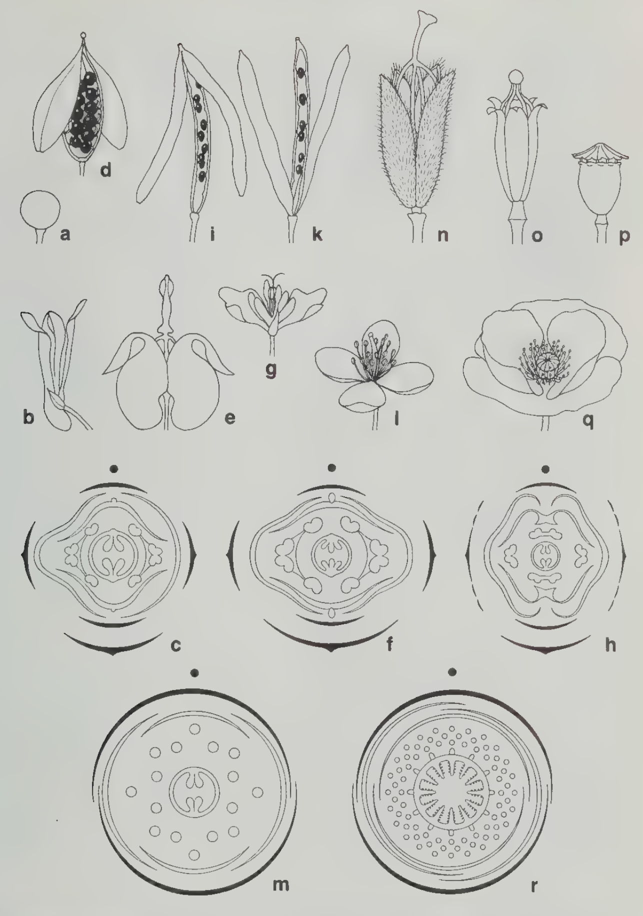


Abb. 75 *Papaveraceae.* – **a)** *Fumaria officinalis,* Frucht. **b)** *Corydalis lutea,* Blüte. **c)** *C. cava,* Blütendiagramm. **d)** *C. fabacea,* Frucht. **e)** *Dicentra spectabilis,* Blüte. **f)** *D. formosa,* Blütendiagramm. **g–h)** *Hypecoum procumbens.* g. Blüte h. Blütendiagramm. **i–m)** *Chelidonium majus.* i–k. Früchte, verschiedene Öffnungsweisen. l. Blüte. m. Blütendiagramm. **n)** *Stylophorum diphyllum,* Frucht. **o)** *Meconopsis cambrica,* Frucht. **p–r)** *Papaver rhoeas.* p. Frucht. q. Blüte, r. Blütendiagramm. (a, d nach Hegi, c, f, h nach Eichler, m nach Murbeck).

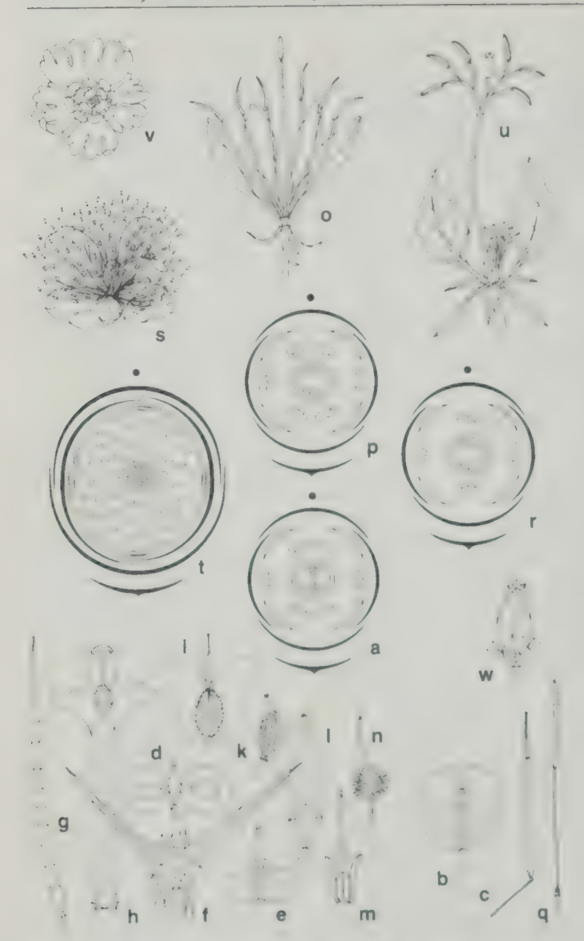


Abb. 76 *Capparales.* – **a)** Blütendiagramm der meisten *Cruciferae.* **b)** *Thlaspi arvense,* Frucht („Schötchen"). **c)** *Brassica campestris,* Frucht („Schote"). **d–n** Vielfalt der Fruchtformen bei Cruciferen. d. *Loxoptera stenophylla (Cremolobeae).* e. *Urbanodoxa rhomboidea (Cremolobeae).* f. *Pugionium cornutum (Schizopetaleae).* g. *Raphanus raphanistrum (Brassiceae).* h. *Fezia pterocarpa (Brassiceae).* i. *Psychine stylosa (Brassiceae).* k. *Kremeriella cordylocarpus. (Brassiceae).* l. *Cakile maritima (Brassiceae).* m. *Ceratocnemum rapistroides (Brassiceae).* n. *Succowia balearica (Brassiceae).* **o–q)** *Cleome spinosa.* o. Blüte. p. Blütendiagramm. q. Frucht. **r)** *C. tetrandra,* Blütendiagramm. **s–t)** *Capparis spinosa.* s. Blüte. t. Blütendiagramm. **u)** *Cladostemon kirkii,* Blüte. **v–w)** *Reseda lutea.* v. Blüte. w. Frucht. (a, p, r nach Eichler, d, f–m nach Schulz, e nach Hooker, s, t nach Baillon, u nach Engler).

Ordnung Papaverales

Die **Papaveraceae** (Mohngewächse), einzige Familie der Ordnung, umfassen meist krautige Pflanzen, überwiegend mit geteilten Blättern und Milchsaft. Ausgehend von Gruppen mit einfachen, aus dimeren Quirlen aufgebauten, offenen Blüten **(Hypecooideae)** (Abb. **75**g, h) lassen sich zwei Hauptentwicklungsrichtungen verfolgen. Die eine führt zu den **Papaveroideae** mit großen, nektarlosen, aber durch Vermehrung der Stamina (zentripetale Anlage) pollenreichen, offenen Blüten (Abb. **75**l, m, q, r). Auch die Karpellzahl wird dabei vermehrt, und durch gleichzeitige Verkleinerung und Vermehrung der Samen und Verkleinerung der Fruchtöffnung führt das von der relativ wenigsamigen Schote (z. T. mit elaiosomenführenden Samen) zur Porenkapsel, die verbreitungsbiologisch als Windstreuer mit längerdauerndem Samenvorrat fungiert (Abb. **75**i, k, n–p). Die zweite Evolutionstendenz führt zu den **Fumarioideae** mit extrem disymmetrischen *(Dicentra)* oder transversal-zygomorphen Blüten *(Corydalis, Fumaria)* mit teils starker Verlängerung der beiden oder des einen Spornes (Abb. **75**b, c, e, f). Diese Blüten sind zudem sehr kompliziert konstruiert, indem die Bestäubungsorgane vom inneren Perianthblattpaar wie in einem Beutel eingeschlossen sind (ähnlich wie bei „Schmetterlingsblüten"). Bei Insektenbesuch werden diese 2 Kronblattspitzen durch ein Gelenk verschoben, so daß die Antheren und die Narbe exponiert werden. Diese Bewegung ist je nach Art reversibel oder irreversibel (explosiv). Die Nektarbehälter werden durch eine raffinierte Führungsschiene, gebildet durch Koaptation aus den Filamenten von 3 Stamina (1 ganzen und 2 halben), erreicht. Im Gegensatz zu diesen Elaborationen bleibt der Blütengrundplan, was Zahl und Stellung der Organe betrifft, bei den *Fumarioideae* konstant. Die verbreitungsbiologische Radiation zeigt sich in verschiedener Samenzahl (einsamige Schließfrüchte bei *Fumaria*) und verschiedener histologischer Differenzierung des stets zweikarpelligen Gynoeciums (Abb. **75**a, d). Die mehrsamigen Früchte sind meist Schoten, die Samen oft mit Elaiosomen versehen. Bei *Dicentra* gibt es Windstreuer und myrmecochore Arten.

Literatur

Guenther, K.-F. 1975: Beiträge zur Morphologie und Verbreitung der *Papaveraceae* I/II. – Flora 185–234/393–436.

Gunn, Ch. R., Seldin, M. J. 1976: Seeds and fruits of North American *Papaveraceae*. – U. S. Dept. Agric., Agric. Res. Serv., Techn. Bull. 1517.

Kalis, A. J. 1979: The Northwest European pollen flora. 20. *Papaveraceae*. – Rev. Palaeobot. Palynol. 28: NEPF 209–260.

Nemirovich-Danchenko, E. N. 1980: The development of the androecium and the nature of polyandry in some *Papaveraceae*. – Bot. Žurn. USSR 65: 1088–1100.

Ordnung Capparales

Die **Cruciferae** (*Brassicaceae*, Kreuzblütler), die mit 3000 Arten erfolgreichste Familie der *Capparales*, hat ihre Hauptverbreitung in extratropischen Gebieten. Ein wichtiges Entfaltungszentrum ist das Mittelmeergebiet. Einige kleine, relativ isolierte Gruppen sind südhemisphärisch, die den *Capparaceae* ähnlichen *Stanleyeae* sind nordamerikanisch und ostasiatisch. Sie bilden meist Stauden oder Kräuter, z. T. sehr kurzlebige. *Arabidopsis* wird gelegentlich als „pflanzliche *Drosophila*" bezeichnet, da sie wegen ihrer kurzen Generationsdauer zum genetischen Untersuchungsobjekt geworden ist. In Wüstengebieten besonders kommen auch strauchige Wuchsformen vor. Verschiedene *Cruciferae* verhalten sich in Mitteleuropa und anderswo als Unkräuter.

Im Blütenbau erweisen sich die *Cruciferae* als ungewöhnlich uniform, was die Zahl und Stellung der Organe betrifft: K 2+2 C 4 A 2+4 G (2). Im Gegensatz dazu haben die Früchte – obwohl durchaus zweikarpellig – eine phantastische Formenfülle entwickelt. Die ursprünglichste Form in der Familie dürfte eine zweiklappige Schote darstellen, wie sie auch bei gewissen *Papaveraceae (Corydalis, Chelidonium)* und *Capparaceae (Cleome)* vorkommt (Abb. **76**b, c). Die Ovarhöhle wird durch eine „falsche" Scheidewand in 2 Hälften getrennt (Abb. **74**l, **76**a). Funktionell ist sie zur Blütezeit Sitz des Pollenschlauch-Transmissionsgewebes, zur Fruchtzeit bleiben an ihr oft die flachen Samen nach der Dehiszenz eine Weile kleben, so daß die Zeitdauer verlängert wird, während der Samen zur Verbreitung verfügbar ist. Verschiedenartige Evolutionstendenzen führen etwa zur Indehiszenz (z. B. *Neslia*), zu verschiedenen Formen der Heteromerikarpie mit verschieden starker Verkleinerung der Klappen (basal, im Gegensatz zu den *Papaveraceae*!) (*Brassiceae*), Biartikulation (z. B. *Cakile*), Quergliederung (Lomentation) (z. B. *Raphanus*), Heterokarpie (z. B. *Aethionema*: Nüsse und Schoten an der gleichen Pflanze) (Abb. **76**d–n).

Zu den *Cruciferae* gehören einige wichtige Nutzpflanzen: *Brassica oleracea* mit verschiedenen Varietäten (Weißkohl, Rotkohl, Rosenkohl, Kohlrabi), *Raphanus sativus* (Rettich, Radieschen), *Brassica rapa* (Weiße Rübe, Rübstiel), *Sinapis alba* und *S. nigra* (Senf), *Armoracia rusticana* (Meerrettich).

Die **Capparaceae** (Kapperngewächse) schließen eng an die *Cruciferae* an. Obwohl sie viel artenärmer sind, zeigen sie einen größeren Formenreichtum. Neben Kräutern gibt es viele Holzgewächse. In einigen Gattungen kommt anomales sekundäres Dickenwachstum vor, was auf sekundäre Holzigkeit hinweisen könnte. Auch der Blütenbau erscheint vielfältiger als bei den *Cruciferae*. Neben sekundärer Polyandrie (zentrifugale Anlagefolge) kommen auch Vermehrungen der Karpellzahl vor (z. B. *Capparis*) (Abb. **76**s, t), ganz ähnlich wie bei *Papaver* unter den *Papaveraceae*. Eine Tendenz zur Zygomorphie ist

in verschiedenen Gattungen zu finden (z. B. *Capparis, Cladostemon*, Abb. **76**u), Gynophore, z. T. auch Androgynophore, werden meist extrem lang (Abb. **76**q). Bei der Fruchtbildung sind neben Schoten (ohne Scheidewand! **Cleomoideae,** Abb. **76**p, r) vor allem auch Schließfrüchte (meist beerenartig, **Capparoideae)** differenziert. Im Gegensatz zu den *Cruciferae* sind die *Capparaceae* größtenteils auf tropische und subtropische Gebiete beschränkt. Wie diese bevorzugen sie trockene Gebiete, auch Wüsten. Als Nutzpflanze ist vor allem die mediterrane *Capparis spinosa* (Kappernstrauch) zu erwähnen, deren Blütenknospen als Gewürz verwendet werden.

Die **Resedaceae** (Resedengewächse) bilden eine kleine Familie von Kräutern und Sträuchern mit Hauptverbreitung im Mittelmeergebiet und in nordafrikanischen Trockengebieten. Die Blüten sind zygomorph und zeigen Tendenzen zur Vermehrung ihrer Organe, am auffälligsten im Androecium (Abb. **76**v). Auch die vielfach vorkommende „Fiederung" der Petalen ist wohl als solche unvollkommene Vermehrungstendenz zu betrachten. Bemerkenswert sind auch die Früchte. Am häufigsten kommt eine schon während der Entwicklung oben offene Kapsel vor (sekundäre „Gymnospermie") (Abb. **76**w), in einigen Fällen sind die Früchte apokarp und zeigen einen eigentümlichen Öffnungsmechanismus (*Astrocarpus*).

Literatur

Abdallah, M. S., De Wit, H. C. D. 1978: The *Resedaceae*. A taxonomical revision of the family. – Belmontia 26 A, B.

Behnke, H. D. 1977: Dilatierte ER-Zisternen, ein mikromorphologisches Merkmal der *Capparales?* – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 241–251.

Eigner, J. 1974: Zur Stempel- und Fruchtentwicklung ausgewählter *Brassicaceae* (= *Cruciferae*) unter neueren Gesichtspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik. – Beitr. Biol. Pfl. 49: 359–427.

Feeny, P. 1977: Defensive ecology of the *Cruciferae*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 221–234.

Kolbe, K.-P. 1978: Serologischer Beitrag zur Systematik der *Capparales*. – Bot. Jahrb. Syst. 99: 468–489.

Leins, P., Metzenauer, G. 1979: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Capparis*-Blüten. – Bot. Jahrb. Syst. 100: 542–554.

Leins, P., Sobick, U. 1977: Die Blütenentwicklung von *Reseda lutea*. – Bot. Jahrb. Syst. 98: 133–149.

Rollins, R. C., Banerjee, U. C. 1979: Pollens of the *Cruciferae*. – Bussey Institution of Harvard University, Cambridge, 33–64.

Vaughan, J. G. et al. (eds.) 1976: The biology and chemistry of the *Cruciferae*. – Acad. Press, New York.

Unterklassen **Dilleniidae** und **Rosidae,** einschl. **Hamamelididae** und **Caryophyllidae**

Der große Formenreichtum im mittleren Evolutionsniveau der Dikotylen wird oft mit sehr wechselnder Einordnung im einzelnen und mit geringem Erfolg in verschiedene Unterklassen zu unterteilen versucht.

Vielfach parallele Evolutionstendenzen, welche offenbar zu vielfältigen „Merkmalsvernetzungen" geführt haben, gestalten eine solche Gruppierung gerade in diesem Bereich der Angiospermen als sehr schwierig. Deshalb soll hier davon abgesehen werden und alle diese Gruppen informell zusammengefaßt werden. Es ist dabei jedoch nicht auszuschließen, daß später, bei besserer Kenntnis, eine Unterteilung erfolgreicher durchgeführt werden kann.

Sehr pauschal genommen herrschen in diesen Gruppen im Gegensatz zu den *Magnoliidae* zyklisch gebaute, pentamere (oder tetramere) Blüten mit 2 Staubblattkreisen und synkarpem Gynoecium. Vielfach hat sich auch hier Polyandrie eingestellt, doch stehen die Stamina dann nicht in einer Spirale, sondern entwickeln sich vielfach durch ontogenetisch sekundäre Aufgliederung von wenigen Primäranlagen. Diese Form der Polyandrie ist mit aller Wahrscheinlichkeit auch evolutiv als sekundäre Elaboration aufzufassen. Die Pollenkörner zeigen meist 3 oder mehr Aperturen. Als Inhaltsstoffe spielen Gerbstoffe anstelle von Alkaloiden eine größere Rolle.

Ordnung Dilleniales

Die *Dilleniales* sind überwiegend Holzpflanzen. Äußerliche Ähnlichkeiten im Blütenbau mit gewissen *Magnoliidae* scheinen auf Konvergenzen zu beruhen. Die Blüten bilden vielfach schalenförmige Pollenblumen mit zahlreichen, teils am Grunde verwachsenen Stamina. Die Stamina entstehen aber im Gegensatz zu den *Magnoliidae* meist zentrifugal aus wenigen Primäranlagen oder aus einem Ringwulst. In verschiedenen Familien kommen porizide Antheren vor. Bemerkenswert erscheint die häufige Persistenz der oft derben Kelchblätter und ihr mannigfacher Einbezug in die Fruchtbildung. Das Gynoecium ist meist wenigstens im Ovar synkarp, hat aber oft freie Griffeläste. Gelegentlich zeigt sich eine Tendenz zu sekundärer Apokarpie. Die Samenanlagen sitzen meist zentralwinkelständig. In verschiedenen Familien sind sie tenuinucellat, haben aber 2 Integumente. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den *Violales*, zu den *Rosales* und *Myrtales*, ebenso zu den *Primulales*, *Ebenales* und *Ericales*. Damit erweisen sich die *Dilleniales* als eine systematisch zentrale Gruppe.

Die **Paeoniaceae** (Pfingstrosengewächse) enthalten nur die Gattung *Paeonia*, die eine nördlich gemäßigte Verbreitung aufweist. Sie erweisen sich aber in verschiedener Hinsicht von systematischem Interesse: Einmal durch ihre schwankende Zuordnung zu den *Ranunculales* oder *Dilleniales*. Von den *Ranunculales* unterscheiden sie sich durch die zentrifugale Androeciumanlage, den ringförmigen Discus um das Gynoecium und den persistierenden Kelch, von den (meisten) *Dilleniales* durch die völlige Apokarpie und die Fiederblätter. Zum andern ist einmalig unter den Angiospermen überhaupt die Anfangsentwicklung ihres Embryos mit freien Kernteilungen ohne Zellwände. Die

großen Blüten produzieren massive Karpelle, die sich zu Bälgen mit ornithochoren Samen entwickeln (Abb. **77**a, b).

Die **Dilleniaceae** dagegen bilden eine vielgestaltige Familie, die als Extreme hohe, großblättrige und großblütige Regenwaldbäume *(Dillenia)* und kleinblättrige und -blütige Sträucher *(Hibbertia)* sowie Stauden *(Acrotrema)* umfaßt. Die Hauptverbreitung ist südhemisphärisch mit Schwerpunkten in Australien *(Hibbertieae)*, Südamerika *(Tetracereae)* und Indomalesien *(Dillenieae, Acrotremeae)*. Die meist gelben Blüten sind vorwiegend polyandrisch (Abb. **77**c). Ontogenetisch gliedern sich die wenigen separaten oder einen geschlossenen Ring bilden-



Abb. 77 *Dilleniales.* – **a)** *Paeonia tenuifolia,* Blüte. **b)** *P. mascula,* Frucht. **c)** *Dillenia suffruticosa,* Blüte. **d)** *D. indica,* Frucht. **e–f)** *Ochna macrocalyx.* e. Blüte. f. Porizide Anthere. **g)** *Ochna kirkii,* Frucht. **h)** *Actinidia chinensis,* Blüte. **i)** *Dipterocarpus trinervis,* Frucht. **k)** *Camellia sinensis,* Blüte. (e, f nach Engler, k nach Baillon).

den Primäranlagen des Androeciums zentrifugal auf. Die Antheren öffnen sich bei verschiedenen Vertretern mit apikalen Poren. Das Gynoecium ist teilweise nur wenig synkarp und zeigt oft sternförmig auseinanderspreizende Griffeläste. Die Früchte öffnen sich an Bauch und Rücken und präsentieren die oft mit einem leuchtend roten Arillus umhüllten Samen. Bei *Dillenia* bleiben die Früchte vielfach geschlossen und werden zusätzlich von den vergrößerten, fleischigen, eßbaren Sepalen umhüllt, so daß sie aussehen wie faustgroße Blütenknospen *(Dillenia indica)* (Abb. **77**d). Die mit über 150 Arten artenreichste Gattung der Familie, *Hibbertia*, die in australischen Trockenwäldern eine Rolle spielt, hat teils zygomorphe, einseitige Androecien ausgebildet. Sie zeichnet sich ferner aus durch eine außerordentliche Variationsbreite ihrer Chromosomenzahlen (n = 4–64); n = 4 bedeutet zugleich die niedrigste überhaupt von Holzpflanzen bekannte Chromosomenzahl.

Die vorwiegend tropischen **Ochnaceae** gleichen in blütenmorphologischen Entwicklungstendenzen den *Dilleniaceae* (meist porizide Antheren, z. T. einseitige Androecien) (Abb. **77**e, f). Der Hauptunterschied liegt in den total synkarpen Gynoecien, dem Fehlen von Arillen und der (zumindest teilweise) zentripetalen Androeciumanlage. Bei den *Ochneae* mit nur einer Samenanlage je Karpell hat sich sekundär verbreitungsbiologische „Apokarpie" herausgebildet. Durch einseitiges, dorsales Ovarwachstum kommen die Samenanlagen in Ovarausbeulungen zu liegen, die sich bei der Reife als schwarze, einsamige Steinfrüchtchen von der roten Blütenbasis isolieren (Abb. **77**g). An dieser Blütenbasis ist außer dem Rest der Gynoeciumteile auch der ebenfalls rote Kelch beteiligt.

Auch die **Actinidiaceae** zeigen im Blütenbau Ähnlichkeiten mit den *Dilleniaceae* durch die sternförmig ausgebreiteten Griffeläste und die teils poriziden Antheren (Abb. **77**h). Im Unterschied zu den *Dilleniaceae* sind jedoch die Samenanlagen unitegmisch und tenuinucellat. Den Samen fehlt zudem ein Arillus. Die Familie umfaßt nur 3 Gattungen, doch ist die tropische *Saurauja* artenreich. Bekannt als Kulturpflanze ist *Actinidia chinensis* (Chinesische „Stachelbeere", Kiwi).

Die **Dipterocarpaceae** spielen im tropischen Asien und Malesien eine wichtige Rolle. Anders als gewöhnlich in tropischen Wäldern dominieren Vertreter *einer* – eben dieser – Familie oftmals mengenmäßig in der Vegetation. Die zudem oft riesigen Bäume sind wegen ihres Holzes und Harzes geschätzt. Die Familie gibt sich leicht an ihren Früchten zu erkennen: alle 5 *(Monotes)* oder häufig nur 2 Kelchblätter *(Dipterocarpus)* sind zu oft 10 und mehr Zentimeter langen Flügeln differenziert, welche die einsamige Nuß umgeben (Abb. **77**i). Im Blütenbau bestehen Ähnlichkeiten mit den *Ochnaceae* in der totalen Synkarpie und den teilweise poriziden Antheren. Zudem besitzt die

Ochnaceen-Gattung *Lophira* ebenfalls Flügelkelche in der Frucht. Neuerdings wird auch auf Ähnlichkeiten mit den *Tiliaceae* hingewiesen und die Familie zu den *Malvales* gestellt. Anlaß dazu gab die kürzliche Entdeckung der südamerikanischen Gattung *Pakaraimaea*.

Im Unterschied zu den vorhergehenden Familien der *Dilleniales* ist bei den **Theaceae** (Teestrauchgewächsen) und den folgenden Familien der reife Embryo groß und liegt in einem nurmehr dünnen Endospermrest. Die Karpelle sind bis in den Narbenbereich hinauf miteinander verwachsen. Die Zahl der Blütenorgane verhält sich ziemlich variabel, besonders im Androecium und Gynoecium. Als Kulturpflanzen sind die weißblütige *Camellia (= Thea) sinensis* (Schwarztee) (Abb. **77**k) und die rotblütige *Camellia japonica* (Kamellie) hervorzuheben.

Die **Clusiaceae** *(Guttiferae)* bilden eine Nachbarfamilie der *Theaceae*, verschieden vor allem durch den Besitz von Öldrüsen oder Harzgängen, zudem durch das häufige Auftreten von Arillen. Besonders eigentümlich erscheint die Vielfalt in der Ausgestaltung des Androeciums. Die wenigen Primäranlagen der Androecialorgane sind wie auch in anderen Familien der Ordnung häufig sekundär in zahlreiche Stamina aufgegliedert (zentrifugale Anlagefolge). Diese bleiben hier jedoch oft in Büscheln beisammen *(Garcinia, Hypericum)*, zuweilen zu Hunderten (Abb. **78**a–e). Bei *Garcinia* ist auch die Differenzierung der Einzelstamina mannigfaltig und teils absonderlich („Antheren" mit mehr als 4 Pollensäcken und mit ringförmiger Dehiszenz). Um ihrer eßbaren Früchte (Samen) willen ist *Garcinia mangostana* in Kultur (Abb. **78**f).

Die **Marcgraviaceae** sind die am eigenartigsten differenzierte und deshalb am leichtesten kenntliche Familie aus der Ordnung. Es handelt sich durchaus um neotropische, meist kletternde Holzgewächse. Die Blütenstände fallen auf durch ihre zu Nektarkannen umgebildeten Blütentragblätter (Abb. **78**h–k). In der Gattung *Marcgravia* sind die doldigen, meist hängenden Infloreszenzen so stark elaboriert, daß die apikalen Blüten reduziert und nur ihre Nektarkannen gut ausgebildet sind. Dafür fehlen die Nektarkannen bei den fertilen Blüten. Durch die rechtwinklige Abknickung der Blüten von den horizontal ausgerichteten Blütenstielen wird die räumliche Verteilung von Nektar, Pollen und Narben besonders günstig für eine effiziente Bestäubung, die vor allem durch Fledermäuse zustandekommt.

Die ebenfalls neotropischen **Caryocaraceae** lassen sich an die *Theaceae* und *Marcgraviaceae* anschließen. Die Blüten der Gattung *Caryocar* werden wie bei *Marcgravia* von Fledermäusen bestäubt (Abb. **78**g). Bemerkenswert sind die langen, zahlreichen (bis zu 750 je Blüte!), in einem Kreis stehenden Stamina und die starke Nektarproduktion in der Blütenbasis. Dabei bildet das basal verwachsene Androecium einen Nektarbehälter.



Abb. 78 *Dilleniales*. – **a)** *Hypericum* spec., Blüte. **b)** *H. hookerianum*, Blütendiagramm. **c)** *Garcinia polyantha*, Androecium und Gynoecium. **d)** *G. fulva*, Androecium und Gynoecium. **e)** *G. dives*, Androecium und Gynoecium. **f)** *G. mangostana*, Frucht. **g)** *Caryocar microcarpum*, Krone und Androecium. **h)** *Marcgravia umbellata*, Blütenstand. **i)** *M. rectiflora*, Blütenknospe und Nektarbehälter, n = Nektarium. **k)** *Norantea anomala*, Blütenstandsende mit Blütenknospen und nektarführenden Tragblättern. (b nach Leins, c–e nach Pierre, g nach Prance u. Freitas da Silva, h nach Wettstein, i nach Howard, k nach Weber).

Literatur

Dickison, W. C. 1972: Observations on the floral morphology of some species of *Saurauja*, *Actinidia*, and *Clematoclethra*. – J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 88: 43–54.

Howard, R. A. 1970: The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 10. Notes on two species of *Marcgravia*. – J. Arn. Arboret. 51: 41–55.

John, J., Kolbe, K.-P. 1980: The systematic position of the „*Theales*" from the viewpoint of serology. – Biochem. Syst. Ecol. 8: 241–248.

Maguire, B., Ashton, P. S. 1980: *Pakaraimaea dipterocarpacea* II. – Taxon 29: 225–231.

Pauze, F., Sattler, R. 1978: L'androcée centripète *d'Ochna atropurpurea*. – Canad. J. Bot. 56: 2500–2511.

Prance, G. T., Freitas da Silva, M. 1973: *Caryocaraceae*. – Flora Neotropica 12. – Hafner Press, New York.

Schmid, R. 1978: *Actinidiaceae*, *Davidiaceae*, and *Paracryphiaceae*: Systematic considerations. – Bot. Jahrb. Syst. 100: 196–204.

Stebbins, G. L., Hoogland, R. D. 1976: Species diversity, ecology and evolution in a primitive Angiosperm genus: *Hibbertia (Dilleniaceae)*. – Plant Syst. Evol. 125: 139–154.

Vishenskaya, T. D. 1980: The development of the polymerous androecium in *Stuartia pseudocamellia*. – Bot. Žurn. USSR 65: 948–957.

Ordnung Violales

Die *Violales* stellen wie die *Dilleniales* eine systematisch zentrale, ziemlich vielfältige, familienreiche Ordnung dar. Verwandtschaftlich sind sie mit den *Magnoliidae, Dilleniales* und *Malvales* verbunden; auch zu verschiedenen kleineren, abgeleiteteren Ordnungen bestehen Beziehungen *(Salicales, Cucurbitales)*. Von den nächstverwandten *Dilleniales* unterscheiden sie sich durch die oft parietale Plazentation des öfter 3teiligen Gynoeciums (Abb. **79**s). Dies haben sie mit gewissen *Magnoliales* gemeinsam, etwa den *Canellaceae,* die früher deswegen zu den *Violales* gestellt wurden. Die polyandrischen Vertreter der *Violales* unterscheiden sich von den *Magnoliidae* aber durch das mit den *Dilleniales* gemeinsame Merkmal der vorwiegend zentrifugalen Staubblattanlage.

Die pantropischen **Flacourtiaceae** bilden die gattungs- und artenreichste Familie der Ordnung. Sie ist so vielfältig, daß sich keine markante Diagnose für sie finden läßt. Sie wird jedoch zusammengehalten durch die Nachbarschaft ihrer Gattungen. Die Spannweite zwischen den Extremen, etwa im Blütenbau, ist groß: von den oft großblütigen, polyandrischen, vielsamigen *Oncobeae* (Abb. **79**a–c) bis zu den kleinblütigen, oligandrischen, teils kätzchenführenden, wenigsamigen *Homalieae* (Abb. **79**d). In einigen Gattungen treten Arillen auf. Polyandrie wiegt vor. Die im Ordnungsrahmen erwähnten Beziehungen zu stärker abgeleiteten Ordnungen sind fast alle bei den *Flacourtiaceae* sozusagen angebahnt, indem Tendenzen in diese verschiedenen Richtungen zu erkennen sind. Die kätzchenartigen Blütenstände der *Homalieae* und noch mehr die Blütenstruktur der Gattung *Idesia* (Abb. **79**e–g) weisen zu den *Salicales*.

Von den **Violaceae** (Veilchengewächsen), der zweitgrößten Familie der Ordnung, sind die meisten Gattungen tropische bis subtropische Bäume und Sträucher. Die bekannteste Gattung, *Viola,* besteht aber fast durchweg aus Kräutern der gemäßigten Regionen beider Hemisphären. Von den *Flacourtiaceae* unterscheiden sie sich durch einfache Androecien mit 5 Stamina, der Tendenz zur Zygomorphie und verschiedenen Elaborationen im Blütenbau (Abb. **79**m–o). Die Gattung *Viola,* die mit ihrem Artenreichtum alle anderen Gattungen der Familie weit in den Schatten stellt, zeichnet sich durch verschiedene fortpflanzungsbiologische Spezialisierungen aus. *Viola* hat sich auch mit verschiedenen Gruppen in durch den Menschen stärker veränderte

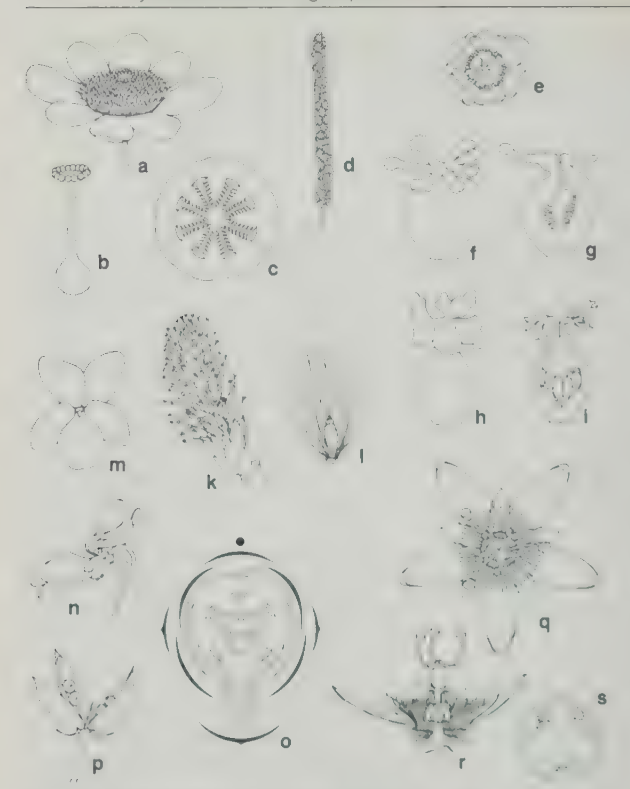


Abb. 79 *Violales, Salicales.* – **a–c)** *Oncoba spinosa.* a. Blüte. b. Gynoecium. c. Ovarquerschnitt. **d)** *Homalium pachyphyllum.* **e–g)** *Idesia polycarpa.* e. Weibliche Blüte f. Gynoecium. g. Gynoecium-Längsschnitt. **h–i)** *Populus tremula.* h. Gynoecium. i. Gynoecium-Längsschnitt. **k)** *Salix retusa,* weiblicher Blütenstand. **l)** *S. pentandra,* Same. **m–o)** *Viola odorata.* m. Blüte von vorn. n. v. d. Seite. o. Blütendiagramm. **p)** *V. reichenbachiana,* Frucht. **q–s)** *Passiflora warmingii.* q. Blüte. r. Blütenlängsschnitt. s. Ovarquerschnitt. (a–c nach Engler, d nach Gilg, i–l nach Wettstein, o nach Eichler).

Habitate erfolgreich ausbreiten können und ist in beiden Hemisphären bis in gemäßigte und kalte Regionen vorgestoßen. Blütenbiologisch ist die Neigung zur Kleistogamie bemerkenswert, vielfach nicht allein, sondern in Kombination mit Insektenbestäubung, was dann zu starker Blütendimorphie geführt hat. Verbreitungsbiologisch ist häufige Diplochorie (hier Kombination von ballistischer Selbstverbreitung und Verbreitung durch Ameisen) eine effiziente Methode (Abb. **79**p).

Bei den **Turneraceae** finden wir Bäume und Sträucher im tropischen und subtropischen Amerika und Afrika. Ihre ziemlich großen, meist gelben Blüten öffnen sich gewöhnlich nur am Morgen für kurze Zeit. Im Gegensatz zu den *Violaceae* sind sie zudem immer radiär, contort und oft heterostyl. Neben floralen kommen auch extraflorale Nektarien vor. Die Samen haben einen Arillus.

Die **Passifloraceae** (Passionsblumengewächse) sind besonders im tropischen Amerika und Afrika vertreten, vielfach mit Ranken kletternde krautige oder verholzende Pflanzen. Die Blüten sind 5zählig außer dem 3zähligen Gynoecium (wie *Violaceae* und *Turneraceae) (Abb.* **79**q, s). Bemerkenswert ist jedoch eine sehr vielfältige, elaborierte Nebenkrone, besonders bei der Gattung *Passiflora,* mit einem Nektarring gegen die Gynoeciumbasis (Abb. **79**q). Ebenso charakteristisch erscheint die Tendenz zu einem teils sehr langen Gynophor *(Hollrungia)* oder Androgynophor *(Passiflora)* (Abb. **79**r). Der saftige Arillus der Samen einiger *Passiflora*-Arten ist wohlschmeckend; sie werden in vielen warmen Gebieten kultiviert. Die *Passifloraceae* können von den *Flacourtiaceae* abgeleitet werden, von denen sie sich durch Blütenelaborationen und Kletterranken unterscheiden. Die Tribus *Paropsieae* nimmt eine Zwischenstellung ein und wird bald der einen, bald der anderen Familie zugeordnet.

Die **Cistaceae** (Zistrosengewächse) sind vorwiegend im Mittelmeergebiet beheimatet. Sie bilden Kräuter oder kleine Sträucher. Ihre meist 5zähligen, schalenförmigen Pollenblumen sind charakterisiert durch oft zerknitterte Kronblätter, Polyandrie (zentrifugale Anlagefolge), teils reizbare Staubblätter und einen geknieten Griffel (Abb. **80**a).

Auch die **Cochlospermaceae** bilden eine nur kleine Familie, die jedoch mit der Gattung *Cochlospermum* in den trockeneren Gebieten der Neotropis auffällt. *Cochlospermum*-Arten sind laubwerfende Bäume mit sehr großen gelben, polyandrischen Pollenblumen (Abb. **80**b). Die Antheren öffnen sich mit apikalen Poren. Die zweite Gattung, *Amoreuxia,* bildet kleine Sträucher mit unterirdischen Holzknollen. Ihre zygomorphen Blüten zeichnen sich aus durch eine Differenzierung des Androeciums in gelbe „Futterantheren“ und rote (kryptische) „Bestäubungsantheren“ (Heterantherie).

Die **Tamaricaceae** (Tamariskengewächse), meist strauchige Pflanzen mit kleinen Schuppenblättern (Abb. **80**c), kommen vorwiegend in Salzsteppen und Wüsten vor. Ihre Hauptverbreitung reicht vom Mittelmeergebiet nach Zentralasien. Die Blüten sind meist 5zählig (Abb. **80**d). Die Früchte differenzieren sich zu Kapseln, welche zahlreiche Samen mit Haarschöpfen entlassen. Möglicherweise bestehen verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Salicales* (Wuchsform, Gynoeciumstruktur, Frucht- und Samenbau).



Abb. 80 *Violales, Cucurbitales.* – **a)** *Cistus crispus,* Blüte. **b)** *Cochlospermum planchoni,* Blüte. **c)** *Tamarix pentandra,* Sproßstück mit Schuppenblättern. **d)** *T. gallica,* Blüte. **e–g)** *Carica papaya.* e. Weiblicher Baum. f. Weibliche Blüte. g. Männliche Blüte. **h–k)** *Bryonia dioeca.* h. Männliche Blüte. i. Weibliche Blüte. k. „Einfaches" und „Doppelstaubblatt". **l)** *Sphaerosicyos sphaericus,* Anthere. **m)** *Cucurbita pepo,* Ovarquerschnitt. **n)** *Cyclanthera explodens,* Androecium. **o)** *Loasa vulcanica,* Blüte. **p–r)** *Begonia imperialis.* p. Männliche Blüte. q. Weibliche Blüte. r. Laubblattspreite. (b nach Engler, d nach Baum, e nach Harms, h–k m nach Baillon, l nach Zimmermann).

Die **Caricaceae** (Papayagewächse) sind tropische Kräuter oder Holzpflanzen. Die bekannteste Art, *Carica papaya,* bildet weichstämmige Schopfbäumchen mit großen, handförmig gelappten Blättern (Abb. **80**e) und eßbaren, melonenartigen Früchten (Papaya, Pawpaw). Fast in der ganzen Familie sind die Blüten eingeschlechtig und diözisch verteilt. Eigentümlich ist die divergente Differenzierung männlicher und weiblicher Blüten: die männlichen sind sympetal, haben eine lange Kronröhre und produzieren Nektar zwischen den Staubblattba-

sen (Abb. **80**g); die weiblichen hingegen sind choripetal (allerdings mit schwach unterständigem Fruchtknoten) und produzieren keinen Nektar (Abb. **80**f). Als effiziente Bestäuber von *Carica papaya* wurden Schwärmer beobachtet, welche auch die nektarlosen weiblichen Blüten „irrtümlich" besuchen. Bei *Jacaratia* zeigt sich entsprechend eine Mimikry der männlichen Blüten durch die kronartigen Narbenlappen. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den *Passifloraceae*. Gynoecium und Samenanatomie sind ähnlich. Die fleischige Samenoberfläche wird bei den *Caricaceae* allerdings nicht von einem Arillus, sondern von einer Sarcotesta gebildet. Auch mit den *Cucurbitales* gibt es Anknüpfungspunkte.

Die **Loasaceae,** meist krautige Pflanzen, sind fast durchaus auf Amerika beschränkt. Sie zeichnen sich aus durch den Besitz von Brennhaaren in vielen Gattungen, durch die oft starke Elaboration von Staminodien zu Nebenkronbildungen und die Epigynie (Abb. **80**o). Ihre systematische Stellung ist umstritten. Von einigen Autoren werden sie zu den *Asteridae* gestellt (Samenanlagen unitegmisch, tenuinucellat, Endospermhaustorien, selten Sympetalie). Auch serologische Ergebnisse und das Vorkommen von Secoiridoiden unterstützen diese Auffassung. Die Polyandrie und die parietale Plazentation der 3–5 Karpelle weisen dagegen eher zu den *Violales*. Von Interesse ist, daß die Anlage des polyandrischen Androeciums teils zentripetal *(Mentzelia)*, teils zentrifugal *(Loaseae)* erfolgt. Die Gattung *Eucnide* tritt hervor durch ihre vegetative Einheitlichkeit, aber starke Radiation im Blütenbau: choripetale Schalenblumen und sympetale Stieltellerblumen bilden zwei Extreme darin!

Die **Begoniaceae** (Begoniengewächse), Kräuter und Halbsträucher der Tropen und Subtropen, sind gekennzeichnet durch eingeschlechtige, monözisch verteilte Blüten, ein unterständiges Ovar mit teils parietaler, teils zentralwinkelständiger Plazenta und sehr vielen Samenanlagen und oft stark asymmetrischen Laubblättern (Abb. **80**p–r). Ungewöhnlich für die *Violales* erscheint (wie bei einem Teil der *Loasaceae)* die zentripetale Anlagefolge der oft zahlreichen Stamina. Gelbe, antherenähnliche Narben sind verbreitet. Offensichtlich liegt wie bei den *Caricaceae* eine Mimikry zur Sicherung der Bestäubung vor. Allerdings handelt es sich hier um nektarlose Pollenblumen. Die Gattung *Begonia* umfaßt mehrere hundert Arten; 4 weitere Gattungen sind viel artenärmer.

Literatur

Baker, H. G. 1976: „Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the *Caricaceae*. – In: J. Burley, B. T. Styles (eds.): Tropical trees. Variation, breeding and conservation. – Linn. Soc. Symp. Ser. 2: 161–169.

Beattie, A. J. 1974: Floral evolution in *Viola*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 781–793.

Beattie, A. J., Lyons, N. 1975: Seed dispersal in *Viola (Violaceae)*: Adaptations and strategies. – Amer. J. Bot. 62: 714–722.

Endress, P. K., Voser, P. 1975: Zur Androeciumanlage und Antherenentwicklung bei *Caloncoba echinata (Flacourtiaceae)*. – Plant Syst. Evol. 123: 241–253.

Van Heel, W. A. 1973/1974/1977/1979: Flowers and fruits in *Flacourtiaceae* I–IV. – Blumea 21: 259–279 / 22: 15–19 / 23: 349–369 / 25: 513–529.

Keating, R. C. 1975: Trends of specialization in pollen of *Flacourtiaceae* with comparative observations of *Cochlospermaceae* and *Bixaceae*. – Grana 15: 29–49.

Kolbe, K. P., John, J. 1979: Serologische Untersuchungen zur Systematik der *Violales*. – Bot. Jahrb. Syst. 101: 3–15.

Leins, P., Winhard, W. 1973: Entwicklungsgeschichtliche Studien an Loasaceen-Blüten. – Oesterr. Bot. Z. 122: 145–165.

Merxmüller, H., Leins, P. 1971: Zur Entwicklungsgeschichte männlicher Begonienblüten. – Flora 160: 333–339.

Miller, R. B. 1975: Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationships of *Flacourtiaceae*. – J. Arn. Arboret. 56: 20–102.

Poppendieck, H. H. 1980: A monograph of the *Cochlospermaceae*. – Bot. Jahrb. Syst. 101: 191–265.

De Wilde, W. J. J. O. 1974: The genera of tribe *Passifloreae (Passifloraceae)*, with special reference to flower morphology. – Blumea 22: 37–50.

Ordnung Cucurbitales

Die **Cucurbitaceae** (Kürbisgewächse) stellen als einzige Familie der Ordnung meist mit Ranken kletternde Stauden dar, seltener verholzende Pflanzen von meist tropisch-subtropischer Verbreitung. Ihre Blüten sind fast immer eingeschlechtig, schwach sympetal und epigyn (Abb. **80**h, i). Die parietalen Plazenten springen weit in die Mitte des Ovars vor, wobei die Samenanlagen an ihren seitlich zurückgebogenen Teilen sitzen (Abb. **80**m). Eigentümlich differenziert ist das Androeceum: meist in 2 breite und 1 schmales Organ mit 2 bzw. einer s-förmig gekrümmten oder stark gewundenen Theke (Abb. **80**k, l). Bei *Cyclanthera* bildet das Androeceum ein einheitliches, tischchenartiges Gebilde (Synandrium), das sich am Rand durch einen Ringriß öffnet (Abb. **80**n). Das Gynoeceum ist meist 3zählig. Die oft ansehnlichen, saftigen, beerenartigen Früchte werden bei verschiedenen Gattungen genutzt: z. B. *Citrullus vulgaris* (Wassermelone), *Cucumis melo* (Melone), *Cucumis sativus* (Gurke), *Cucurbita pepo* (Kürbis). Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den *Passifloraceae* (Rankenkletterer, Nektarien an Laubblattstielen, Samenanatomie) und den *Caricaceae* (eingeschlechtige Blüten, Fruchtbau, Sympetalie).

Literatur

Alewina, L. A. 1971: Palynologie, Systematik und Phylogenie der *Cucurbitaceae*. – In Kuprianova, L. A. (ed.): Pollenmorphologie *(Cucurbitaceae, Thymelaeaceae, Cornaceae)*. – Acad. Sci. USSR, Komarov Bot. Inst., Leningrad.

Jeffrey, C. 1980: A review of the *Cucurbitaceae*. – Bot. J. Linn. Soc. 81: 233–247.

Leins, P., Galle, P. 1971: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Cucurbitaceen-Blüten. – Oesterr. Bot. Z. 119: 531–548.

Ordnung Salicales

Auch die **Salicaceae** (Weidengewächse) bilden die einzige Familie ihrer Ordnung. Sie umfassen Bäume und Sträucher mit größtenteils nordhemisphärisch-gemäßigter Verbreitung. Die kleinen, kronblattlosen, eingeschlechtigen, diözisch verteilten Blüten stehen in kätzchenartigen Blütenständen (Abb. **79**k). Das dimere Gynoecium mit gabelig geteilten Narbenlappen enthält mehrere Samenanlagen (Abb. **79**h, i). Die Frucht ist eine Kapsel und entläßt Samen mit Haarschöpfen (Abb. **79**l). Die beiden Hauptgattungen *Salix* (Weide) und *Populus* (Pappel) unterscheiden sich dadurch, daß *Salix* insektenblütig ist, die Blüten Nektarien ausbilden, aber keine Blütenhülle, die männlichen Blüten 2–5 Stamina enthalten, während *Populus* windblütig ist, die Blüten ohne Nektarien, aber mit einfacher, becherartiger Blütenhülle und mit mehreren Stamina. Verwandt sind die *Salicaceae* mit den *Flacourtiaceae (Idesia* dort hat pappelartige Laubblätter, diözische Geschlechtsverteilung, reduzierte Blüten mit ähnlichem Gynoecium, Abb. **79**e–g) und eventuell *Tamaricaceae* (ährige Blütenstände, Gynoeciumstruktur, Frucht- und Samendifferenzierung).

Literatur

Golýsheva, M. D. 1975: Leaf anatomy of *Idesia polycarpa* Maxim. and other *Flacourtiaceae* in connection with the problem of affinitive interrelations between the families *Salicaceae* and *Flacourtiaceae*. – Bot. Žurn. USSR 60: 787–799.

Ordnung Malvales

Die Ordnung ist charakterisiert durch valvaten Kelch, oft contorte Krone, sekundäre Polyandrie (zentrifugal entstehend, öfter durch sekundäre Aufgliederung von 5 Primäranlagen, Abb. **81**e) und öfter ring- oder säulenförmige Verwachsung der Stamina, oft zweizeilige Blattstellung, Stipeln, Sternhaare und öfter Schleimproduktion in allen Organen. Nektarien sitzen meist als Haare auf den Kelchblättern. Viele Vertreter der zentralen Familien der Ordnung *(Malvaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae)* zeigen in der Blütenkrone eine ausgeprägte Drehsymmetrie. Diese äußert sich nicht nur in der kontorten Knospendeckung, sondern auch in schiefen Ansatzstellen der Petalen. Auch das Androecium kann in die Drehsymmetrie einbezogen sein. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen zu den *Dilleniales (Dipterocarpaceae)* und *Violales (Flacourtiaceae, Cistaceae)*.

Die **Elaeocarpaceae,** tropische Holzgewächse, enthalten im Unterschied zu den meisten übrigen *Malvales* keine Schleimzellen, die Knospendeckung der Petalen ist klappig, Nektarien sind nicht haarförmig, die Stamina sind frei, die Antheren oft porizid (Abb. **81**b). Die artenreichsten Gattungen, *Elaeocarpus* und *Sloanea,* haben ihre



Abb. 81 *Malvales*. – **a)** *Sloanea ampla*, offene Frucht ohne Samen. **b)** *Crinodendron patagua*, Blüte. **c)** *Sparmannia africana*, Blüte. **d)** *Tilia cordata*, Blütenstand. **e)** *Sphaeralcea umbellata*, Androeciumanlage. **f)** *Malva* spec., Blütendiagramm (mit Außenkelch). **g)** *Pavonia multiflora*, Blüte. **h)** *Gossypium religiosum*, Blüte. **i)** *G. herbaceum*, Frucht. **k)** *Malva alcea*, Frucht. **l)** *Kitaibelia vitifolia*, Gynoecium. (b nach Schumann, e nach van Heel, f nach Firbas, h nach Wettstein).

Hauptverbreitung in Ostasien und Malesien. Die Früchte entwickeln sich oft zu massiven, loculiziden (bei *Sloanea* mit Stacheln besetzten) Kapseln (Abb. **81**a).

Die **Tiliaceae** (Lindengewächse), eine ebenfalls vorwiegend tropische Familie, sind mit den *Elaeocarpaceae* nahe verwandt, enthalten aber Schleimzellen und haarförmige Nektarien. Die größte Gattung, *Grewia*, enthält einige Arten mit eßbaren Früchten. *Triumfetta*-Arten sind häufige tropische Ruderalpflanzen mit Klettfrüchten. Weitere Nutzpflanzen finden sich in den Gattungen *Corchorus* (Jute) und *Tilia* (Linde). *Tilia* kommt in der nördlichen gemäßigten Region vor. Ihre

Blütenstände sind insofern bemerkenswert, als ein stark vergrößertes Vorblatt mit der Blütenstandsachse verwachsen ist und später als Flugapparat für den Nuß-Fruchtstand dient (Abb. **81**d). Bei der Zimmerlinde *(Sparmannia africana)* ist der äußere Bereich des Androeciums zu auffälligen Schaustaminodien differenziert (Abb. **81**c).

Im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Familien zeichnen sich die **Malvaceae** (Malvengewächse) vor allem durch die stark röhrige Ausbildung des verwachsenen Androeciums aus, an dessen Außenseite zahlreiche monothezische Antheren sitzen, zudem durch das häufige Vorkommen eines Außenkelches (Abb. **81**f, g). Die Pollenkörner sind auffällig grob bestachelt und zuweilen recht groß. Die geographische Verbreitung reicht von den Tropen bis in die gemäßigten Gebiete. Von Bäumen bis zu Kräutern sind die verschiedenen Wuchsformen in der Familie zahlreich. Teilweise sind eigentümliche Spezialisierungen im Gynoecium zu beobachten: 1. bei den *Ureneae* werden 2 Karpellkreise ausgebildet, von denen der eine meist steril ist, jedoch normale Narbenäste hervorbringt, so daß 5 Ovarfächern dann 10 Narben gegenüberstehen. 2. Bei den *Malopeae* gliedert sich jede primäre Karpellanlage in zahlreiche sekundäre Anlagen, die sich zu je einem einsamigen Karpell entwickeln. Jedes wird bei der Fruchtreife separat abgelöst und verbreitet (Abb. **81**l). Im übrigen sind auch sonst oft Spaltfrüchte (z. T. als Kletten) *(Malva,* Abb. **81**k) oder seltener Kapseln *(Gossypium,* Baumwolle aus Samenhaaren, Abb. **81**h, i) zu finden.

Die **Bombacaceae** (Baumwollbaumgewächse) unterscheiden sich von den *Malvaceae* vor allem durch die glatten Pollenkörner. Die Familie ist auf die Tropen beschränkt und bildet oft riesige Bäume *(Ceiba),* teilweise mit sehr dicken Stämmen (Flaschenbäume: *Adansonia,* Baobab) (Abb. **82**b), die auch bestachelt sein können *(Chorisia, Pachira).* Die Früchte entwickeln sich zu großen, holzigen, z. T. bestachelten Kapseln (z. B. *Durio, Cullenia)* (Abb. **82**a). Die großen Blüten von *Adansonia* hängen an langen Stielen weit aus den Baumkronen heraus und werden von Fledermäusen bestäubt (Abb. **82**c). Die Stamina können fast frei und sehr lang sein (z. B. *Pachira,* Abb. **82**d) oder zu einer langen Röhre verwachsen, wie bei den *Malvaceae* (z. B. *Chorisia).* Als Nutzpflanzen sind namentlich der Kapokbaum *(Ceiba pentandra,* Kapok: Fasern der innern Fruchtwand) und *Ochroma lagopus* (Balsaholz) bekannt. Eßbar sind die gelben Arillen von *Durio zibethinus,* die in Malesien sehr beliebt sind wegen ihres unbeschreiblichen Duftes und ihres penetranten Bouquets.

Die **Sterculiaceae** sind von den *Malvaceae* und den meisten *Bombacaceae* durch die dithezischen Antheren, von den *Malvaceae* ferner durch den glatten Pollen verschieden. Teils ist eine Staminalröhre, teils ein Androgynophor entwickelt (Abb. **82**e, f). Die Familie gliedert sich in 2

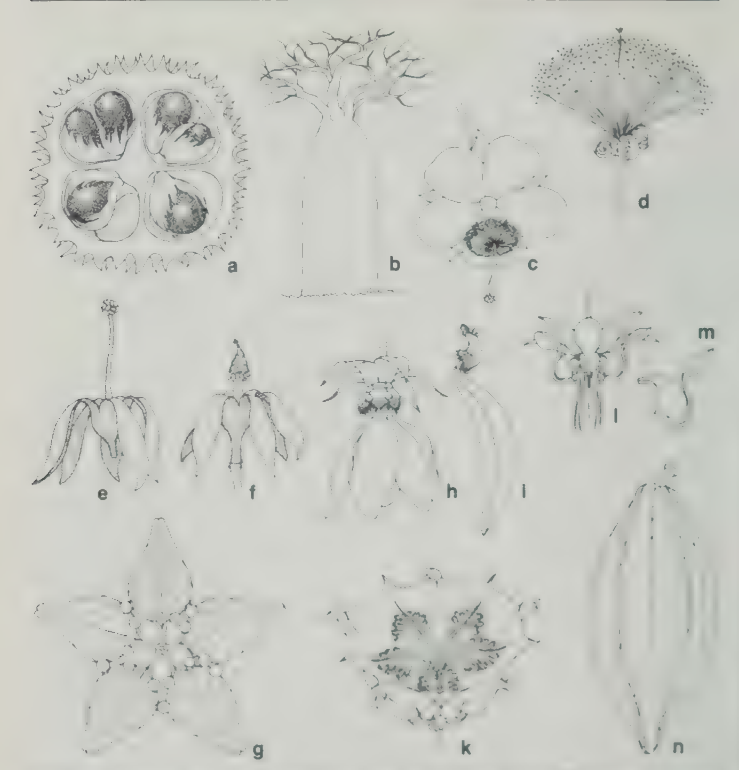


Abb. 82 *Malvales*. – **a)** *Durio zibethinus*, quergeschnittene Frucht. **b)** *Adansonia madagascariensis*, Flaschenbaum. **c)** *Adansonia digitata*, Blüte. **d)** Pachira aquatica. **e–g)** *Firmiana simplex*. e. Männliche Blüte, f. Weibliche Blüte. g. Frucht. **h–k)** *Abroma augustum*. h. Blüte. i. Petalum. k. Frucht. **l–n)** *Theobroma cacao*. l. Blüte. m. Petalum. n. Frucht. (b nach De Wit, c nach Schumann, e, f nach Kostermans).

Untergruppen, die z. T. auch als selbständige Familien geführt werden: die *Buettneriaceae* (Zwitterblüten, Krone vorhanden, Synkarpie) und die *Sterculiaceae* s. str. (eingeschlechtige Blüten, Krone fehlend, Apokarpie). Unter den *Buettneriaceae* finden sich komplizierte Blüten mit hochdifferenzierten Petalen und teils petaloiden Staminodien. Im Extremfall bilden die Petalenbasen kleine Kesselfallen mit Lichtfenstern aus, die von gewissen Dipteren besucht werden *(Theobroma:* Kakao; *Abroma*) (Abb. 82h, i, l, m). Die Fruchtdifferenzierung ist mannigfaltig: massive, großsamige, beerenartige Früchte bei der kaulifloren Gattung *Theobroma* (Abb. 82n); dünnwandige, geflügelte, kleinsamige Kapseln (Windstreuer) bei *Abroma* (Abb. 82k). Bei

Helicteres mit ausnahmsweise zygomorphen, vogelbestäubten Blüten sind die Karpelle schraubig verdreht. Unter den *Sterculiaceae* s. str. ist die Gattung *Firmiana* von Interesse. Bei ihr ist das Gynoecium nicht nur apokarp, sondern die einzelnen Karpelle öffnen sich zudem lange vor der Reife an der Bauchnaht, so daß bereits die jungen Samen exponiert werden (Abb. **82**g). Dies gilt auch für einen Teil der *Sterculia*-Arten; hier können die Samen sogar so groß werden, daß sie in den geschlossenen Karpellen gar keinen Platz mehr hätten. In der australischen Gattung *Brachychiton* kommen (wie bei gewissen *Bombacaceae)* Flaschenbäume vor. *Cola nitida* wird wegen ihrer alkaloidhaltigen Samen (Coffein) angebaut.

Literatur

Coetzee, J., Van der Schijff, H. P. 1979: Pollen morphology of South African *Malvales:* 1. Characteristics useful for keying and for numerical analysis. – J. South Afr. Bot. 45: 93–126.

Coode, M. J. E. 1978: A conspectus of *Elaeocarpaceae* in Papuasia. – Brunonia 1: 131–302.

Gottsberger, G. 1972: Blütenbiologische Beobachtungen an brasilianischen Malvaceen II. – Oesterr. Bot. Z. 120: 439–504.

Van Heel, W. A. 1978: Morphology of the pistil in *Malvaceae-Ureneae*. – Blumea 24: 123–127.

Martinez-Hernandez, E. et al. 1978: Pollen of tropical trees. I. *Tiliaceae*. – J. Arn. Arboret. 59: 299–309.

Robyns, A. 1971: On pollen morphology of *Bombacaceae*. – Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 41: 451–456.

Sant'Anna Melhem, T. et al. 1976: Pollen morphological studies in *Sterculiaceae*. – Hoehnea 6: 23–32.

Soepadmo, E., Eow, B. K. 1977: The reproductive biology of *Durio zibethinus* Murr. – Garden's Bull., Singapore, 29: 25–33.

Ordnung Urticales

Die *Urticales* zeichnen sich aus durch kleine, apetale Blüten, ein pseudomonomeres bis monomeres Gynoecium mit nur einer Samenanlage (Abb. **83**d, e), Schließfrüchte und oft cymöse Blütenstände (Abb. **83**p–t). Bei den *Urticaceae* und noch mehr bei den *Moraceae* zeigen sich Tendenzen zu sehr klein- und reichblütigen, kompakten Infloreszenzen mit teils sehr eigenartigen Differenzierungen. In beiden Familien kommen zudem explosive Stamina vor: In der Knospe stehen sie unter Spannung, bei der Anthese schnellen die Antheren hervor und entlassen den Pollen als Wolke (Abb. **83**m–n). Im vegetativen Bereich sind zweizeilige Blattstellung und Stipeln häufig. Anatomische Besonderheiten sind Milchröhren oder Schleimgänge und Cystolithen. Systematische Beziehungen wurden früher zu den *Hamamelidales* angenommen, heute neigt man eher zur Ansicht, daß die *Urticales* mit den *Malvales* näher verwandt seien. Mit ihnen haben sie gemeinsam: Schleimgänge, Blattbau und -stellung, cymöse Blütenstände, parallele Differenzierungstendenzen der Früchte: teils geflügelt oder lang

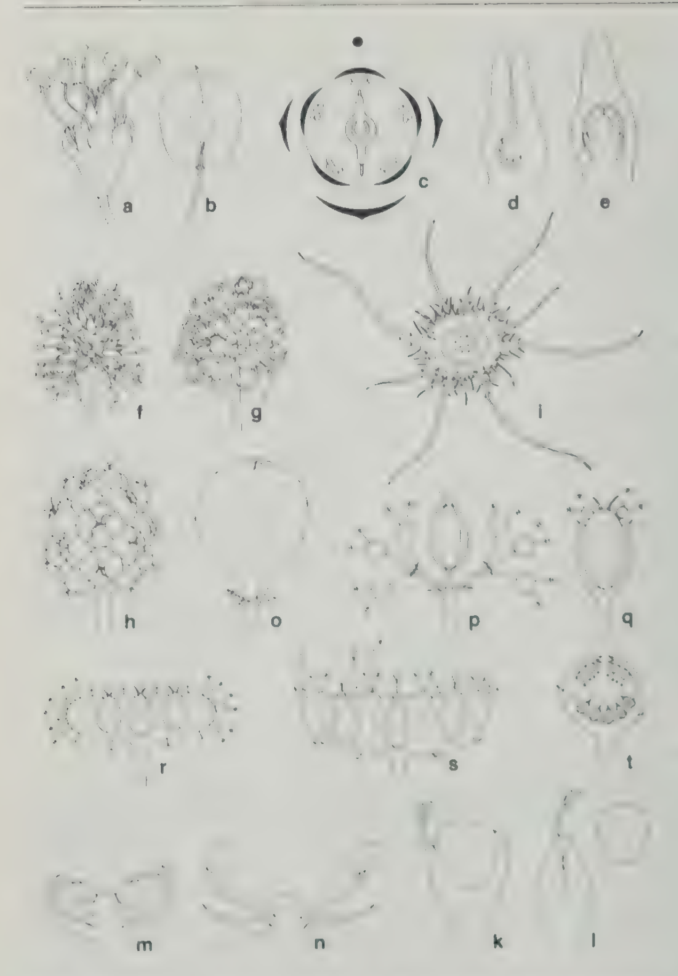


Abb. 83 *Urticales*. – **a–c)** *Ulmus scabra*. a. Blüte. b. Frucht. c. Blütendiagramm. **d)** *Celtis* spec., Gynoecium-Längsschnitt. **e)** *Urtica* spec., Gynoecium-Längsschnitt. **f–h)** *Morus alba*. f. Männlicher Blütenstand. g. Weiblicher Blütenstand. h. Fruchtstand. **i)** *Dorstenia psilurus*, Blütenstand. **k–l)** *Dorstenia contrayerva*. k. Frucht. l. explodierende Frucht. **m–n)** Schematische Längsschnitte durch männliche Blüten von *Urticaceae* und einigen *Moraceae*. m. Geschlossen. n. Explodiert. **o)** *Ficus cyathistipula*, Fruchtstand. **p–t)** Schemata von Blütenständen (b: schildartige Braktee, ♀: weibliche Blüte, ♂: männliche Blüte). p. *Bleekrodea madagascariensis*. q. *Trymatococcus*. r. *Brosimum*. s. *Dorstenia djetii*. t. *Ficus*. (a, b nach Troll, c nach Eichler, d, e nach Eckardt, k, l nach Goebel, p–t nach Berg).

bewimpert *(Chaetoptelea* der *Ulmaceae* und *Heliocarpus* der *Tiliaceae),* Pseudomonomerie des Gynoeciums in gewissem Sinn vergleichbar mit Pseudopentamerie bei den *Ureneae* der *Malvaceae.*

Die **Ulmaceae** (Ulmengewächse), vorwiegend tropische Bäume, sind innerhalb der Ordnung am wenigsten stark spezialisiert, und einige ihrer Vertreter gleichen zumindest äußerlich gewissen *Tiliaceae* der *Malvales* (z. B. *Celtis* oder *Trema).* In Europa kommen *Ulmus* (Ulme) (Abb. **83**a–c) und *Celtis* (Zürgelbaum) vor. *Ulmus* hat Nüsse mit breitem Flügelsaum, *Celtis* dagegen Steinfrüchte.

Die **Moraceae** (Maulbeergewächse) unterscheiden sich von den *Ulmaceae* durch das häufige Vorkommen von Milchsaft und die gewöhnlich stark kondensierten, klein- und reichblütigen Infloreszenzen. Ihre Blüten sind durchaus eingeschlechtig, die männlichen oft 4zählig, sie können aber im Extremfall auf ein einziges Stamen ohne Blütenhülle reduziert sein. Besonders eigentümlich erscheint die kompaktflächige Anordnung der Blüten, entweder auf konvexer *(Morus:* Maulbeere; *Artocarpus:* Brotfrucht) (Abb. **83**f–h, r), flacher *(Dorstenia)* (Abb. **83**, i, s) oder konkaver Basis *(Ficus:* Feige) (Abb. **83**o, t). Biologisch am bemerkenswertesten ist die Gattung *Ficus.* Mit gegen 1000 Arten gehört sie zu den umfangreichsten Pflanzengattungen. Ihre Verbreitung ist pantropisch. Im vegetativen Bereich sind viele Arten durch ihre Luftwurzeln eigentümlich. Sie beginnen ihr Leben als Epiphyten auf Bäumen, deren Stämme sie allmählich mit einem Wurzelnetz umgeben und zum Absterben bringen („Würgfeigen“). Einzigartig ist aber noch mehr ihre Fortpflanzungsbiologie. Als Bestäuber fungieren Wespen der *Chalcidoidea* (Familie *Agaonidae:* Feigenwespen), denen die Feigen gleichzeitig als Brutplätze dienen. Soweit bisher bekannt, herrscht gegenseitige Artspezifität. Vereinzelt wurde auch Parasitismus (nach „Kuckucksart“) durch eine zweite Wespenart festgestellt. Die Blütenstände monözischer Feigen enthalten männliche und weibliche Blüten, wobei extreme Proterogynie herrscht. Wespenweibchen schlüpfen aus älteren Infloreszenzen in der männlichen Phase und führen Pollen mit sich, teils in speziellen Körpertaschen. Sie suchen oft in weiter Entfernung einen Baum der gleichen Art mit jüngeren Feigen im weiblichen Zustand. Dort schlüpfen sie durch die äußerst enge Pore am Ende der Feige, wobei sie die Flügel verlieren („Reinigung“ des Körpers) und legen ihre Eier in viele (aber nicht alle!) weibliche Blüten ab. Gleichzeitig wird die Bestäubung vollzogen. Die Larven leben von den weiblichen Blüten und zerstören sie dabei, doch bleibt ein Teil der Früchte unversehrt. Die bekannteste Art, die Eßfeige *(Ficus carica),* weicht vom durchschnittlichen Verhalten ab, indem sie nicht tropisch, sondern mediterran verbreitet ist, und indem die Geschlechtsverteilung etwas komplizierter ist. Eine weitere bekannte Art stellt der als Zierpflanze gehaltene Gummibaum *(Ficus elastica)* dar.

Eigentümliche Tendenzen der Geschlechtsverteilung kommen auch in anderen Gattungen vor, so wird z. B. bei *Trymatococcus* und *Brosimum* eine einzige oder wenige weibliche Blüten von zahlreichen männlichen umgeben, so daß der Blütenstand oberflächlich betrachtet wie eine Einzelblüte aussieht (Abb. **83**q, r).

Im Unterschied zu den Feigen, wo die Blütenstandsachsen fleischig werden, sind es bei anderen Gattungen die Früchte selbst (z. B. *Morus:* Maulbeere, Abb. **83**h). Bei *Dorstenia* wird ein eigentümlicher „Quetschschleudermechanismus" entwickelt, wobei der harte Innenteil der Früchte von einem turgeszenten äußeren Teil abgeschossen wird (Abb. **83**k, l).

Etwas abweichend gebaut sind die tropischen Gattungen *Cecropia* (Amerika) und *Musanga* (Afrika), die in feuchten Sekundärwäldern des Tieflandes eine wichtige Rolle spielen. Die hohlen Achsen von *Cecropia* werden von Ameisen bewohnt; spezielle Nährgewebe für die Ameisen werden an den Blattbasen ausgebildet („Müllersche Körperchen"). Diese Gattungen werden heute teils auch als *Cecropiaceae* von den *Moraceae* abgetrennt. Oft als eigene Familie *Cannabaceae* geführt werden auch die milchsaftlosen Gattungen *Cannabis* (Hanf; Lieferant von Fasern und Rauschgift: Haschisch, Marihuana) und *Humulus* (Hopfen; Lieferant von Bitterstoffen für die Bierbrauerei).

Die **Urticaceae** (Brennesselgewächse) unterscheiden sich von den *Moraceae* durch eingriffige Gynoecien (Abb. **83**e), grundständige Samenanlagen und das Fehlen von Milchsaft. Bei einigen Gattungen sind Brennhaare entwickelt, wie bei der Brennessel *(Urtica)* oder dem australischen Brennesselbaum *(Dendrocnide)*. Die Familie ist ebenfalls vorwiegend tropisch verbreitet, jedoch enthält sie mehr krautige als holzige Wuchsformen. Die mit über 300 Arten größte Gattung, *Elatostema*, gleicht in der Differenzierung der Blütenstände und den explosiven Früchten der Gattung *Dorstenia* der *Moraceae*. Die beiden Gattungen sind als Ergebnis paralleler Evolution zu betrachten.

Literatur

Behnke, H.-D. 1973: Sieve-tube plastids of *Hamamelididae*. Electron microscopic investigations with special reference to *Urticales*. – Taxon 22: 205–210.

Berg, C. C. 1977: *Urticales*, their differentiation and systematic position. – Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 349–374.

– 1978: *Cecropiaceae*, a new family of the *Urticales*. – Taxon 27: 39–44.

Chernik, V. V. 1980: Peculiarities of structure and development of the pericarp of the representatives of the family *Ulmaceae* and *Celtidaceae*. – Bot. Zurn. USSR. 65: 521–531.

Galil, J. 1977: Fig biology. – Endeavour, n. S., 1: 52–56

Janzen, D. H 1979: How to be a fig. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 13–51.

Mehra, P. N., Gill, B. S. 1974: Cytological studies in *Ulmaceae*, *Moraceae*, and *Urticaceae*. – J. Arn. Arboret. 55: 663–677.

Sorsa, P., Huttunen, P. 1975: On the pollen morphology of the *Urticaceae*. – Ann. Bot. Fenn. 12: 165–182.

Sweitzer, E. M. 1971: Comparative anatomy of *Ulmaceae*. – J. Arn. Arboret. 52: 523–585.

Wiebes, J. T. 1979: Co-evolution of figs and their insect pollinators. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 1–12.

Ordnung Sarraceniales

Von manchen Systematikern werden die *Sarraceniales* heute nicht als einheitliche Gruppe aufgefaßt, sondern die 3 Familien werden an verschiedene Ordnungen angeschlossen. Meist werden jedenfalls systematische Beziehungen zu Gruppen der *Dilleniales* und *Violales* angenommen. Was die *Sarraceniales* verbindet, ist, daß sie mit ihren Laubblättern kleine Tiere, meist Insekten, fangen und, in vielen Fällen, die organischen Stoffe dieser Leichen auch verwerten können. Die Struktur dieser Laubblätter ist außerordentlich elaboriert und in verschiedene Richtungen spezialisiert.

Die **Sarraceniaceae** bilden eine neuweltliche Familie von Sumpfpflanzen. Die hängenden Blüten von *Sarracenia* sind sehr eigentümlich gebaut mit einem großen, schirmförmigen Gynoeciumapex, der den Pollen auffängt (Abb. **84**d). Fliegen und Käfer treten als Bestäuber auf. Die anderen beiden Gattungen, *Heliamphora* und *Darlingtonia* (Abb. **84**e), haben etwas weniger auffällige Blüten. Das 3- oder 5zählige Gynoecium enthält zentralwinkelständige, tenuinucellate Samenanlagen. Polyandrie mit gruppenweiser Anordnung der Stamina kommt vor. Die Laubblätter bilden schlauchartige Fallen mit Nektardrüsen zur Anlockung von Insekten, Gleitzone, Reusenzone mit Verdauungsdrüsen und Absorptionszone bei *Sarracenia* (Abb. **31**e). *Darlingtonia* hat seitliche Blatteingänge und „Lichtfenster" (hyaline Flekken) am kuppelförmig übergewölbten Blatteil; Verdauungsdrüsen fehlen (Abb. **84**f).

Die **Nepenthaceae** (Kannenpflanzengewäche) kommen von Madagaskar bis nach Australien in feuchten Tropengebieten vor. Die ganze, einzige Gattung *Nepenthes* ist diözisch. Die 4zähligen Blüten haben keine Krone (Abb. **84**a, b). Die 4–24 Stamina bilden eine einheitliche Säule. Der reife Pollen bleibt in Tetraden beisammen. Im Gegensatz zu den *Sarraceniaceae* sind die crassinucellaten Samenanlagen zentralwinkelständig. Die Laubblätter sind noch komplizierter gebaut als jene der *Sarraceniaceae*. Morphologisch ist ein spreitenartiges Unterblatt, ein Blattstiel, der zu ranken vermag, und eine kannenartige Spreite mit Deckel entwickelt (Abb. **84**c). Histologisch zeigt sich in der Kanne eine ähnliche, aber noch elaboriertere Zonierung als bei *Sarracenia*.

Die **Droseraceae** (Sonnentaugewächse) bilden die artenreichste, weitestverbreitete und vielfältigste der 3 *Sarraceniales*-Familien. Die meist 5-zähligen Zwitterblüten sind ausgezeichnet durch oft 3-mere Gynoecien mit parietaler Plazentation der crassi- oder tenuinucellaten

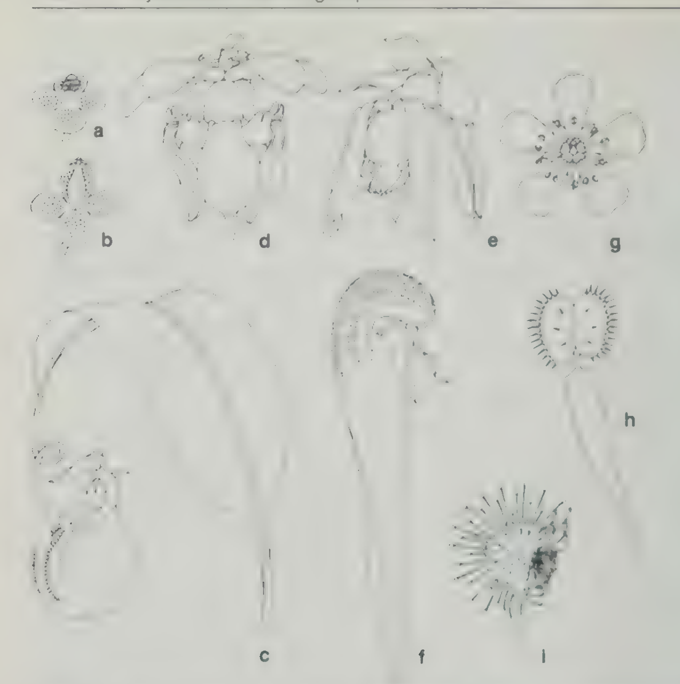


Abb. 84 *Sarraceniales*. – **a–c)** *Nepenthes bicalcarata*. a. Männliche Blüte. b. Weibliche Blüte. c. Laubblatt mit Kanne). **d)** *Sarracenia purpurea*, Blüte. **e–f)** *Darlingtonia californica*. e. Blüte. f. Laubblatt. **g–h)** *Dionaea muscipula*. g. Blüte. h. Laubblatt. **i)** *Drosera rotundifolia*. Laubblatt. (a–c nach Harms).

Samenanlagen (Abb. 84g). Wie bei den *Nepenthaceae* bleibt der Pollen in Tetraden beisammen. Die Laubblätter sind in den Gattungen verschiedenartig konstruiert, und doch werden sie durch eine Gemeinsamkeit zusammengehalten: Sie sind zu relativ raschen Bewegungen befähigt und zeigen ein Reizsystem: Bei *Drosera* (Sonnentau) sind es Tentakeln mit Drüsenspitzen, die sich über ihr Opfer krümmen können (Abb. 84i), bei *Dionaea* (Venusfliegenfalle) (Abb. 84h) und bei *Aldrovanda* klappen 2 Spreitenhälften wie Muschelschalen zusammen und schließen das Tier ein, das sensitive Borsten auf der Blattoberseite berührt hat.

Literatur

Adams, R. M. II, Smith, G. W. 1977: An S. E. M. survey of the five carnivorous pitcher plant genera. – Amer. J. Bot. 64: 265–272.

De Buhr, L. E. 1975: Phylogenetic relationships of the *Sarraceniaceae.* – Taxon 24: 297–306.
– 1977: Wood anatomy of the *Sarraceniaceae;* ecological and evolutionary implications. – Plant Syst. Evol. 128: 159–169.
Schmid-Hollinger, R. 1979: *Nepenthes*-Studien V. Die Kannenformen der westlichen *Nepenthes*-Arten. – Bot. Jahrb. Syst. 100: 379–405.
Williams, S. E. 1976: Comparative sensory physiology of the *Droseraceae* – The evolution of a plant sensory system. – Proc. Amer. Phil. Soc. 120: 187–204.

Ordnung Hamamelidales

Die *Hamamelidales* umfassen durchwegs Holzpflanzen mit zersplitterter, reliktischer Verbreitung über die ganze Erde. Die Blüten sind klein und zu dichten Blütenständen zusammengedrängt, oft Ähren oder Köpfchen. Das Gynoecium ist meist im Ovar synkarp, sonst apokarp. Die Laubblätter haben Stipeln, und die Tracheenelemente zeigen meist leiterförmige Durchbrechungen. Systematische Beziehungen bestehen zu den primitiveren *Trochodendrales* und zu den *Saxifragales,* andererseits auch zu den *Fagales* (s. dort!). Damit nimmt die Ordnung eine wichtige phylogenetische Schlüsselposition ein.

Mit ihren 28 Gattungen, aber nur wenig über 100 Arten (etwa die Hälfte der Gattungen ist monotypisch!) bilden die **Hamamelidaceae** (Zaubernußgewächse) ein Beispiel einer reliktischen Familie, die im Tertiär – auch in Europa, wo sie heute ausgestorben ist – eine größere Rolle spielte. Die Blüten haben immer ein 2zähliges Gynoecium mit freien Griffelästen und meist nur einer Samenanlage je Karpell. Die Antheren sind immer mit einer Konnektivspitze versehen; bei den insektenblütigen Vertretern öffnen sich die Antheren mit Klappen (Abb. **85**h). Im vegetativen Bereich sind zweizeilige Blattstellung und Sternhaare charakteristisch. Eine große Mannigfaltigkeit zeigt sich dagegen in der bestäubungsbiologischen Differenzierung, die zu oberflächlich stark verschiedenen Blüten- und Infloreszenzformen geführt hat. Neben relativ unspezialisierten Bienenblumen *(Corylopsis,* Abb. **85**a, b) kommen Fliegenblumen mit langen, bandartigen Petalen vor *(Hamamelis, Disanthus,* Abb. **85**h, l) oder polyandrische Pollenblumen ohne Nektar und Petalen *(Fothergilla); Rhodoleia* mit roten, korbartigen Pseudanthien ist vogelblütig. Verschiedene Entwicklungstendenzen zur Windblütigkeit zeigen sich bei der kätzchenblütigen, eingeschlechtigen *Sinowilsonia* (Abb. **85**c–e, m, n), bei *Sycopsis* (Abb. **85**f, g) mit büschelförmigen oder *Liquidambar* mit mehr kopfförmigen Blütenständen. Morphologisch gesehen, sind die Blütenstände ährig, thyrsisch oder rispig. *Sinowilsonia* ist durch ihre erlenartigen Blütenstände und Blüten unter den windblütigen *Hamamelidaceae* von besonderem Interesse.

Für die Familie ist auch die variable Ovarstellung von ober- bis unterständig bemerkenswert. Andererseits bilden die Früchte (mit



Abb. 85 *Hamamelidales.* – **a)** *Corylopsis platypetala,* Blütenstand. **b)** *C. spicata,* Blüte. **c–e)** *Sinowilsonia henryi.* c. Weiblicher Blütenstand. d. Männlicher Blütenstand. e. Männliche Blüte. **f–g)** *Sycopsis sinensis.* f. Blütenstand. g. Blüte. **h)** *Hamamelis japonia,* Blüte. **i–k)** *H. virginiana.* i. Frucht. k. Same. **l)** *Hamamelis,* Blütendiagramm. **m–n)** *Sinowilsonia henryi.* m. Männliche Blüte, Diagramm, n. Weibliche Blüte, Diagramm. **o)** *Platanus orientalis,* Früchtchen. (a, f, g, l–n nach Endress).

Ausnahme der wenigen vielsamigen Gattungen) sehr einförmig differenzierte Kapseln mit einem Quetschschleudermechanismus, der die harten, glatten Samen mehrere Meter weit wegschleudern kann (Abb. **85**i, k).

Die **Platanaceae** (Platanengewächse) bilden eine kleine Familie mit nur einer Gattung, *Platanus*, oft als Straßenbäume angepflanzt, mit reliktischer Verbreitung in Osteuropa, Asien und Nordamerika. Die Platanen sind durch die eingeschlechtigen, kugeligen Blütenstände und die (mit Ausnahme von *P. kerrii)* handförmig gelappten Blätter ausgezeichnet, wodurch sie der Gattung *Liquidambar (Hamamelidaceae)* gleichen. Im Unterschied zu den *Hamamelidaceae* ist das Gynoe-

cium jedoch apokarp, und die Karpelle differenzieren sich zu lang behaarten Flugnüßchen (Abb. **85**o).

Die **Myrothamnaceae,** eine Familie von nur 2 Arten in einer Gattung in Trockengebieten Mittel- und Südafrikas und Madagaskars erweist sich als besonders bemerkenswert durch ihre Rutensträucher, die fast völlig austrocknen können, ohne abzusterben. Sie stellen damit das extremste Beispiel von poikilohydrischen (= wechselfeuchten) Angiospermen dar. Die unscheinbaren Blüten sind perianthlos und erinnern oberflächlich an jene von *Distylium* unter den *Hamamelidaceae.*

Literatur

Bogle, A. L., Philbrick, C. Th. 1980: A generic atlas of Hamamelidaceous pollens. – Contrib. Gray Herb. 210: 29–103.

Endress, P. K. 1977: Evolutionary trends in the *Hamamelidales-Fagales*-group. – Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 321–347.

– 1978: Blütenontogenese, Blütenabgrenzung und systematische Stellung der perianthlosen *Hamamelidoideae.* – Bot. Jahrb. Syst. 100: 249–317.

Hesse, M. 1978: Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen: *Ranunculaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae* und *Fagaceae.* – Plant. Syst. Evol. 130: 13–42.

Puff, Ch. 1978: Zur Biologie von *Myrothamnus flabellifolius* Welw. *(Myrothamnaceae).* – Dinteria 14: 1–20.

Ordnung Fagales

Die *Fagales,* vorwiegend monözische Bäume, zeichnen sich aus durch ihre meist kätzchenartigen, reichblütigen, eingeschlechtigen Infloreszenzen. Die kleinen und immer kronblattlosen Blüten werden bei den meisten Gattungen durch den Wind bestäubt. Häufig sind die Früchte von speziellen Hüllorganen umgeben, von ± verwachsenen Brakteen bei den *Betulaceae,* von der „Cupula“, einem morphologisch komplexen Organ bei den *Fagaceae.* Das Gynoecium ist meist 3- oder 2zählig mit zentralwinkelständiger Plazenta und mindestens 2 Samenanlagen, von denen sich aber stets nur eine zum Samen entwickelt. Die Früchte sind durchweg Nüsse, aber von sehr verschiedener Größe und Differenzierung. Die *Fagales* bilden die erfolgreichste Ordnung von Bäumen in den gemäßigten Regionen der Nordhemisphäre. Vielfach sind sie dominant in laubwerfenden Wäldern. Systematisch sind sie über die *Betulaceae* eng mit den *Hamamelidales (Hamamelidaceae)* verbunden. Grob formuliert, stellen die *Betulaceae* extrem an die Windblütigkeit angepaßte *Hamamelidaceae* dar.

Die **Betulaceae** (Birkengewächse) sind vorwiegend nordhemisphärisch verbreitet; nur *Alnus* (Erle) kommt auch in den Anden vor. Sie sind ausgezeichnet durch thyrsisch aufgebaute Kätzchen, die wahrscheinlich durchwegs windblütig sind. Allgemein weisen die Blütenstände einen auffälligen Geschlechtsdimorphismus auf, der bei *Carpinus*

(Hainbuche) am geringsten (Abb. **86**a), bei *Corylus* (Hasel) am stärksten ausgeprägt ist (Abb. **86**b). Die Blüten sind winzig und vielfach perianthlos. Die Anzahl der Blütenorgane und die Stellung der Blüten in den Dichasien ist gattungstypisch verschieden. In den noch perianthführenden männlichen Blüten von *Alnus* und *Betula* stehen die Stamina epitepal, was dem Verhalten von *Sinowilsonia (Hamamelidaceae)* entspricht (Abb. **86**c, d). In dem immer zweizähligen Gynoecium (Abb. **86**e) enthält jedes Karpell eine crassinucellate, unitegmische Samenanlage. Bei den meisten Arten liegt die Blütezeit früh im Frühling, noch vor *(Alnus, Corylus)* oder während des Laubaustriebs *(Betula, Carpinus, Ostrya)*, dann wenn der Pollenflug noch nicht von den Blättern behindert wird. Zumindest die männlichen, teils aber auch die weiblichen Blütenstände werden dabei schon im vorhergehenden Sommer angelegt. Bei *Corylus avellana* sind zur Blütezeit (Februar–März) die Samenanlagen überhaupt noch nicht vorhanden. Zwischen Bestäubung und Befruchtung verstreichen deshalb etwa 4 Monate.

Die einsamigen Nüsse sind winzige, geflügelte Flugfrüchte bei *Betula* (Abb. **86**i) und *Alnus* oder nährstoffreich und tierverbreitet bei *Corylus* (Abb. **86**h). Bei den in der Größe dazwischenliegenden Früchten von *Carpinus* (Abb. **86**g) und *Ostrya* sind Trag- und Vorblätter zu einem Flugapparat differenziert. Die Früchte der europäischen Hasel und anderer Arten werden auch vom Menschen geschätzt.

Carpinus betulus (Hainbuche) spielt in Laub-Misch-Wäldern Mitteleuropas vor allem in trockeneren Tieflagen eine wichtige Rolle. Arten der Gattung *Alnus* (Erle) sind verbreitete Auenwaldbäume. Die Grünerle *(Alnus viridis)* kommt als Strauch in der subalpinen Stufe der Alpen in schattigen, feuchten Hanglagen vor. Bei den Erlen erlauben Wurzelknöllchen mit Actinomyceten die Fixierung von Luftstickstoff und Anreicherung von Nitrat im Boden. *Betula*-Arten (Birke) gedeihen auf mageren, konkurrenzarmen Standorten, und *B. nana* (Zwergbirke) stößt als Zwergstrauch weit in die arktische Tundra vor. Die der Hainbuche sehr ähnliche Hopfenbuche *(Ostrya carpinifolia)* besiedelt im Mittelmeergebiet höhere Lagen.

Die **Fagaceae** (Buchengewächse) sind artenreicher und weiter verbreitet als die *Betulaceae*. Zwar bilden auch für sie die nördlichen gemäßigten Regionen den Verbreitungsschwerpunkt, doch kommen einige Gattungen auch in den Tropen vor *(Lithocarpus, Castanopsis, Trigonobalanus)*. Diese sind im Gegensatz zu den Gattungen gemäßigter Gebiete immergrün und werden zumindest teilweise von Insekten bestäubt. Auch *Castanea* (Edelkastanie) ist insektenblütig. Die rein südhemisphärische *Nothofagus* (Südbuche) reicht von den Tropen (Neuguinea, Neukaledonien) bis in gemäßigte Gebiete (Australien, Neuseeland, Südamerika). Da von dieser Gattung besonders viele

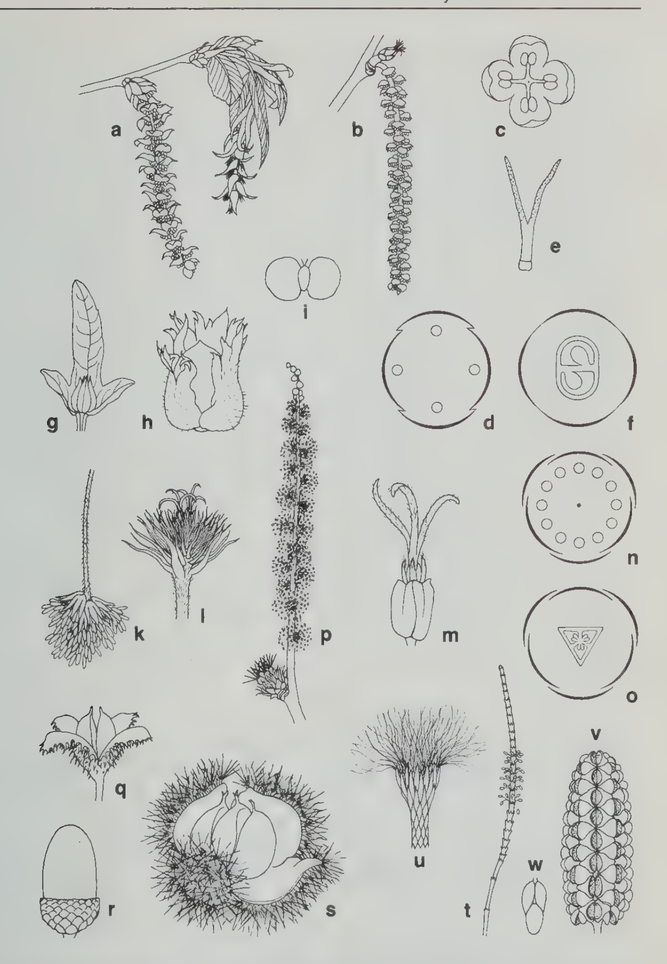


Abb. 86 *Fagales, Casuarinales.* – **a)** *Carpinus betulus*, männlicher und weiblicher Blütenstand. **b)** *Corylus avellana*, männlicher und weiblicher Blütenstand. **c–d)** *Alnus glutinosa*. c. Männliche Blüte. d. Männliche Blüte, Diagramm. **e–g)** *Carpinus* betulus. e. Weibliche Blüte. f. Weibliche Blüte, Diagramm. g. Frucht. **h)** *Corylus avellana*, Frucht. **i)** *Betula pendula*, Frucht. **k–o)** *Fagus sylvatica*. k. Männlicher Blütenstand. l. Weiblicher Blütenstand. m. Weibliche Blüte. n. Männliche Blüte, Diagramm. o. Weibliche Blüte, Diagramm. **p)** *Castanea sativa*, männlicher und weiblicher Blütenstand. **q)** *Fagus sylvatica*, Fruchtstand. **r)** *Quercus robur*, Frucht **s)** *Castanea sativa*, Fruchtstand. **t–u)** *Casuarina equisetifolia*. t. Männlicher Blütenstand. u. Weiblicher Blütenstand. **v–w)** *C. nana*. v. Fruchtstand. w. Frucht.

fossile Pollenkörner bekannt sind, wurde verschiedentlich versucht, ihre Verbreitungsgeschichte zu rekonstruieren.

Von den *Betulaceae* unterscheiden sich die *Fagaceae* durch ihre eigentümliche, massive, oft bewehrte Fruchthülle, die Cupula, die morphologisch ein komplexes, modifiziertes Verzweigungssystem darstellt. Die Gynoecien sind außer bei der vielfach dimeren *Nothofagus* meist 3- (seltener 6-)zählig (Abb. **86**m, o). Jedes Karpell enthält 2 bitegmische, crassinucellate Samenanlagen (*Nothofagus* unitegmisch). In den männlichen Blüten variiert die Staubblattzahl von wenigen *(Quercus)* bis zu 90 *(Nothofagus*-Arten) (Abb. **86**h). Die Blütenstände bilden wie bei den Betulaceae meist Thyrsen (Abb. **86**p), teils auch Ähren *(Quercus)* oder Dichasien *(Fagus, Nothofagus*, Abb. **86**k, l). Die meist großen Früchte werden von Tieren gefressen und verbreitet. Bauunterschiede der Cupula sind gattungsspezifisch. So ist die Cupula bei *Fagus* kongenital 4klappig, beschuppt und umschließt 2 Früchte (Abb. **86**q). Bei *Quercus* stellt sie einen kurzen, klappenlosen Becher mit einer Frucht dar (Abb. **86**r). Bei der Kastanie ist die bedornte Cupula zunächst einheitlich, reißt aber postgenital bei der Reife in 4 Klappen auf, die 2 oder mehr Früchte umschließen (Abb. **86**s).

In Mitteleuropa spielt die Rotbuche *(Fagus sylvatica)* eine überragende Rolle als Waldbaum, der in mittleren ökologischen Bereichen in den Laubwäldern dominiert. Vorwiegend etwas trockenere Gebiete besiedeln laubwerfende Eichenarten *(Quercus robur, Qu. petraea)*. Immergrüne Eichenarten dagegen bilden im Mittelmeergebiet Bestandteile der Macchie *(Qu. ilex, Qu. coccifera, Qu. suber* = Korkeiche).

Literatur

Brumer, F. & Fairbrothers, D. E. 1979: Serological investigation of the *Corylaceae*. – Bull. Torrey Bot. Club 106: 97–103.

Endress, P. K. 1977: Evolutionary trends in the *Hamamelidales-Fagales*-group. – Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 321–347.

Hanks, S. L., Fairbrothers, D. E. 1976: Palynotaxonomic investigation of *Fagus* L. and *Nothofagus* Bl.: Light microscopy, scanning electron microscopy, and computer analyses. – In: Heywood, V. H. (ed.): Botanical systematics 1. – Academic Press, London.

Lebreton, Ph. 1976: Quelques données chimiotaxinomiques relatives aux Fagacées. – Bull. Soc. Bot. France 123: 293–298.

Soepadmo, E. 1972: *Fagaceae*. – In: Van Steenis, C. G. G. J. (ed.): Flora Malesiana 7, 2: 265–403. – Wolters-Nordhoff Publ., Groningen.

Ordnung Casuarinales

Die *Casuarinales* mit der Familie **Casuarinaceae** und den 2 Gattungen *Casuarina* und *Gymnostoma* sind fast nur in Australien und Neukaledonien verbreitet, wo sie in trockeneren Wäldern vorkommen. Es handelt sich um Rutenbäume, die von weitem aussehen wie Föhren

(„Australian pine"). Aus der Nähe betrachtet, erinnern die Zweige dagegen an Schachtelhalme: An artikulierten Zweigen sitzen reduzierte Schuppenblätter in Quirlen (Abb. **86**t). Die Blütenstände sind eingeschlechtig, die männlichen kätzchenartig (Abb. **86**t), die weiblichen zapfenartig (**86**u). Die Blüten sind extrem reduziert: die männlichen auf ein einziges Staubblatt, das von 2 Tepalen begleitet wird, die weiblichen auf ein zweizähliges Gynoecium mit langen Narbenästen ohne Tepalen. Nur ein Karpell ist fertil und enthält 2 Samenanlagen, von denen nur eine einen Samen liefert. Bestäubung und Fruchtverbreitung geschehen durch den Wind. Die Fruchtstände entwickeln sich zu dicken, holzigen Zapfen, die – zumindest teilweise – sich erst nach Feuereinwirkung öffnen und die kleinen, geflügelten Nüsse entlassen (Abb. **86**v, w). Bemerkenswert ist das Vorkommen von Wurzelknöllchen mit noch wenig bekannten, actinomycetenartigen Symbionten, die Luftstickstoff fixieren können. Die *Casuarinales* nehmen eine isolierte systematische Stellung ein. Gewöhnlich werden sie mit den *Hamamelidales* in Verbindung gebracht, zu denen sie im Bau der weiblichen Blüten und in der Holzanatomie Anklänge zeigen. Doch ist diese Beziehung noch unsicher.

Literatur

Flores, E. M. 1980: Shoot vascular system and phyllotaxis of *Casuarina (Casuarinaceae)*. – Amer. J. Bot. 67: 131–140.

Johnson, L. A. S. 1980: Notes on *Casuarinaceae*. – Telopea 2: 83–84.

Ordnung Saxifragales

Die *Saxifragales* sind weltweit verbreitet. Ihre Blüten sind vielfach 5zählig und 4- oder 5kreisig; öfter ist dabei jedoch das Gynoecium nur 2zählig. Fast immer ist zumindest die Griffelregion apokarp, in einigen Gruppen auch das Ovar. Staubblattvermehrung kommt vor, allerdings selten. Vielfach ist ein nektarproduzierender Discus entwickelt. Stipeln sind verbreitet, aber gewöhnlich unauffällig. Die Samen enthalten meist reichliches Endosperm.

Die **Crassulaceae** (Dickblattgewächse), meist ± blattsukkulente Kräuter oder Sträucher, haben eine weite Verbreitung, mit Zentren vor allem in Trockengebieten und Gebirgen (Südafrika, Mexiko, Mittelmeergebiet). Die Blüten sind durch ihre strenge Isomerie, auch im Gynoecium, bemerkenswert, wobei in einzelnen Gattungen *(Sempervivum, Aeonium, Greenovia)* die Zahl der Sektoren in der Blüte stark erhöht sein kann (bis auf über 30!) (Abb. **87**a–c). Eigentümlich erscheint auch die oft fast völlige Apokarpie und der Sitz der Nektarien an der Basis der Karpellrücken als Schüppchen (Abb. **87**c). Eine Tendenz zur Sympetalie ist in der Gattung *Kalanchoe* stark ausgeprägt und hat dort sogar Stieltellerblüten hervorgebracht. In Zusammen-

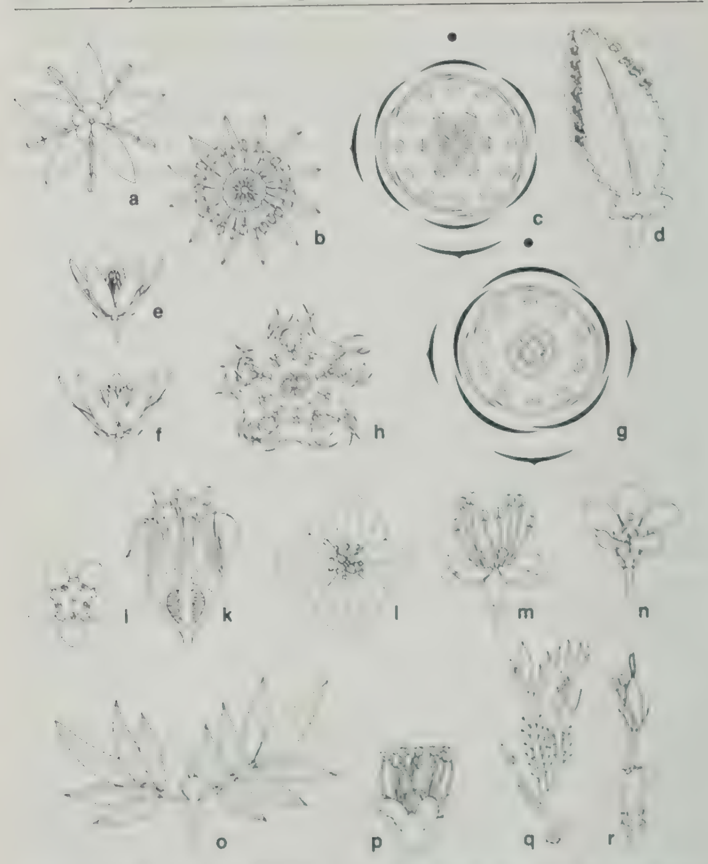


Abb. 87 *Saxifragales, Podostemales.* – **a)** *Crassula argentea,* Blüte. **b)** *Sempervivum funckii,* Blüte. **c)** *Sedum hispanicum,* Blütendiagramm. **d)** *Bryophyllum daigremontianum,* Laubblatt mit Brutknospen. **e–f)** *Saxifraga rotundifolia,* Blüte. e. Männliches Stadium. f. Weibliches Stadium. **g)** *S. granulata,* Blütendiagramm. **h)** *Tellima grandiflora,* Blüte. **i)** *Ribes* spec., Blüte. **k)** *R. grossularia,* Blüte, längs halbiert. **l–m)** *Hydrangea macrophylla.* l. Randblüte. m. Zentralblüte. **n)** *Pittosporum tobira,* Blüte. **o)** *Weinmannia comorensis,* Blattpaar. **p)** *W. bojeriana,* Blüte. **q–r)** *Polypleurum stylosum.* q. Sproßstück. r. Blüte. (c, g nach Eichler, k nach Engler, o, p nach Bernardi, q, r nach Cook).

hang mit der Sukkulenz steht die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung bei verschiedenen Gattungen, durch Fragmentation (z. B. *Crassula)* oder durch Bildung von Pflänzchen an den Blatträndern *(Bryophyllum)* (Abb. **87**d). In den Alpen sind besonders Arten der Gattungen *Sedum* (Fetthenne) und *Sempervivum* (Hauswurz) vertreten.

Auch die **Saxifragaceae** (Steinbrechgewächse) sind fast weltweit verbreitet, jedoch am reichsten entwickelt in den gemäßigten Gebieten. Im Unterschied zu den *Crassulaceae* ist das Gynoecium meist nur 2zählig und zumindest an der Ovarbasis synkarp (Abb. **87**e–i). Nektar wird oft an einem ringförmigen, geschlossenen Discus am Blütenboden sezerniert. Die bitegmischen, crassinucellaten Samenanlagen sitzen in einem ober- bis unterständigen Ovar. Die Früchte sind meist zweihörnige Kapseln. In einigen Gattungen werden die Samen durch fallende Regentropfen verbreitet („Regenballisten“). *Ribes* (Johannisbeere, Stachelbeere) unterscheidet sich durch fast völlige Synkarpie und Beerenfrüchte aus einem unterständigen Ovar (Abb. **87**i, k); deshalb wird die Gattung gelegentlich als eigene Familie abgetrennt. Die artenreichste Gattung *Saxifraga* (Steinbrech) hat sich vor allem in eurasiatischen Gebirgen entfaltet. Andere Gattungen, teils hohe, großblättrige Stauden (z. B. *Peltiphyllum, Rodgersia)* kommen überwiegend in Ostasien und Nordamerika vor. Viele davon sind beliebte Gartenzierpflanzen.

Von den *Saxifragaceae* unterscheiden sich die **Hydrangeaceae** (Hortensiengewächse) durch tenuinucellate, unitegmische Samenanlagen, durch eine Tendenz zur Staubblattvermehrung und fehlende Retardation der Petalen während der Blütenontogenese. Es handelt sich öfter als bei den *Saxifragaceae* um Holzpflanzen, die Laubblätter stehen häufiger opponiert. Bekannte Zierpflanzen aus dieser Gruppe sind *Hydrangea* (Hortensie) (Abb. **87**l, m) und *Philadelphus* (Falscher Jasmin).

Die **Escalloniaceae** stellen eine südhemisphärische Familie dar mit gewissen Parallelen zu den *Hydrangeaceae.* Sie zeigen ebenfalls (meist) tenuinucellate, unitegmische Samenanlagen, jedoch Isomerie auch im Androecium. Eine Tendenz zu röhrenförmigen Blütenkronen kommt vor in einzelnen Gattungen (jedoch ohne Sympetalie).

Die **Cunoniaceae** sind ebenfalls fast ausschließlich südhemisphärisch verbreitet, mit Schwerpunkt im westpazifischen Gebiet. Sie enthalten durchwegs Bäume oder Sträucher. Auffällig sind ihre gegenständigen, meist gefiederten Blätter mit großen, oft paarweise verwachsenen Stipeln und der oft rote Laubaustrieb (Abb. **87**o). Der Blütenbau ähnelt den *Saxifragaceae* (Abb. **87**p). Einige Evolutionstendenzen gehen parallel zu den *Hamamelidaceae,* wie etwa die Reduktion der Petalen oder der Samenanlagenzahl. Nektar wird von einem gelappten Discus zwischen Androecium und Gynoecium sezerniert.

Auch die meist holzigen **Pittosporaceae** (Klebsamengewächse) haben ihr Verbreitungszentrum auf der Südhemisphäre. Ihre sonst 5zähligen Blüten zeigen ein dimeres, synkarpes Gynoecium (Abb. **87**n). Eine Tendenz zu poriziden Antheren und „Streukegelblüten“ ist vorhanden. Die Samenanlagen sind unitegmisch und tenuinucellat. Die

Samen liegen vielfach in einer klebrigen, öfter rot gefärbten Masse, die bei Kapselfrüchten offen präsentiert wird. In anderen Fällen differenzieren sich die Früchte zu ebenfalls auffälligen Beeren. Ornithochorie scheint vorzuherrschen. *Pittosporum*-Arten werden ihrer duftenden Blüten wegen oft angepflanzt. Im vegetativen Bereich sind Harzgänge in der Rinde charakteristisch.

Die **Bruniaceae** bilden eine Familie von ericoiden Sträuchern mit fast ausschließlich südafrikanischer Verbreitung. Die kleinen Blüten stehen dicht gedrängt in kugeligen Infloreszenzen. Bemerkenswert ist eine Tendenz zur Röhrenbildung der Blumenkrone durch kongenitale Verwachsung von Petalen und Stamina. Die Petalenbasis bildet innen paarige oder unpaare Taschen oder Leisten aus (ob Nektarien?) *Bruniaceae* kommen gelegentlich in Trockensträußen in den Handel.

Literatur

Bensel, C., Palser, B. F. 1975: Floral anatomy in the *Saxifragaceae* sensu lato I–IV. Amer. J. Bot. 62: 175–185/661–675/676–687/688–694.

Bate-Smith, E. C. 1977: Chemistry and taxonomy of the *Cunoniaceae*. – Biochem. Syst. Ecol. 5: 95–105.

Carlquist, S. 1978: Wood anatomy of *Bruniaceae:* Correlations with ecology, phylogeny, and organography. – Aliso 9: 323–364.

Dickison, W. C. 1975: Studies on the floral anatomy of the *Cunoniaceae*. – Amer. J. Bot. 62: 433–447.

– 1980: Comparative wood anatomy and evolution of the *Cunoniaceae*. – Allertonia 2: 281–321.

Hideux, M. 1979: Structure du sporoderme des *Rosidae-Saxifragales*. Etude comparative et dynamique. – Agence de Coopération culturelle et technique, Paris.

Hoogland, R. D. 1979: Studies in the *Cunoniaceae* II. The genera *Caldcluvia, Pullea, Acsmithia*, and *Spiraeanthemum*. – Blumea 25: 481–505.

Klopfer, K. 1973: Florale Morphogenese und Taxonomie der *Saxifragaceae* sensu lato. – Fedde Rep. 84: 475–516.

Krach, J. E. 1977: Seed characters in and affinities among the *Saxifragineae*. – Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 141–153.

Savile, D. B. O. 1975: Evolution and biogeography of *Saxifragaceae* with guidance from their rust parasites. – Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 354–361.

– 1979: Dispersal by falling water drops in *Saxifragaceae*. – Davidsonia 10: 65–69.

Stern, W. L. 1978: Comparative anatomy and systematics of woody *Saxifragaceae*. Hydrangea. – Bot. J. Linn. Soc. 76: 83–113.

Weberling, F. 1976: Weitere Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dikotylen. IX. *Saxifragaceae* s. l., *Brunelliaceae* und *Bruniaceae*. – Beitr. Biol. Pfl. 52: 163–181.

Ordnung Podostemales

Die *Podostemales* mit der einzigen Familie **Podostemaceae** sind Bewohner tropischer, rasch strömender Flüsse, wo ihre höchst eigentümlichen, thallusartigen (flächigen oder verzweigten) Vegetationskörper Fels oder Steinen aufsitzen, so daß sie wie Algen oder Moose aussehen (Abb. **87**q). Die Blüten sind klein, die Blütenhülle einfach. Das 2- bis 3zählige Gynoecium erinnert an *Saxifragaceae* (Abb. **87**r).

Die Früchte bilden septicide Kapseln mit winzigen Samen. Sie reifen heran, wenn die Flüsse ausgetrocknet sind, und werden vom Wind verbreitet.

Literatur

Grubert, M. 1975: Ökologie extrem adaptierter Blütenpflanzen tropischer Wasserfälle. – Biologie in unserer Zeit 5: 18–25.

Ordnung Rosales

Viele *Rosales* bilden Fiederblätter mit Stipeln aus (Abb. **19**c, d). Blüten- oder Kelchbecher herrschen vor. Das Gynoecium ist meist apokarp oder einkarpellig, das Androecium meist diplostemon oder polyandrisch (zentripetale Anlagefolge). Die Samen sind gewöhnlich endospermlos.

Die fast kosmopolitischen **Rosaceae** (Rosengewächse) zeigen einen Verbreitungsschwerpunkt in gemäßigten Gebieten der Nordhemisphäre. In verschiedenen Gattungen kommt Apomixis vor; diese sind deshalb besonders artenreich *(Rubus, Crataegus, Potentilla)*. Fast immer ist ein Blütenbecher entwickelt und auf seiner Innenseite ein z. T. auch morphologisch abgesetztes Nektardrüsengewebe. Das Androecium ist meist polymer (Abb. **88**a, d, e). Das sehr mannigfaltige Ovar variiert zwischen apokarp und synkarp sowie zwischen ober- und unterständig (Abb. **88**f–k). Obwohl Kelch und Krone meist 5zählig sind, kommen 5karpellige Blüten selten vor, eine Tendenz geht zu einkarpelligen (Abb. **88**c, d, i), eine andere zu sehr vielkarpelligen (teils über 100) kleinen (Abb. **88**a, g, h). Eigentümlich erscheint die Bildung eines Außenkelches bei **Rosoideae** (Abb. **88**b, c). Auch in der Fruchtdifferenzierung herrscht eine besondere Vielfalt. Oft ist neben dem Gynoecium der Blütenboden in mannigfacher Abwandlung mitbeteiligt. Die 4 Unterfamilien sind besonders aufgrund der Ausgestaltung des Gynoeciums aufgestellt worden (vgl. Tab. 2, S. 205).

Die **Chrysobalanaceae** stellen eine tropische Familie dar, die in Südamerika, besonders im Amazonasgebiet, in der Vegetation eine wichtige Rolle spielt. Es sind Bäume oder Sträucher mit ungeteilten, oft ledrigen Blättern. Bemerkenswert an den Blüten ist das stark synkarpe, trimere Gynoecium, bei dem meist nur ein einziges Karpell gut entwickelt und fertil ist. Der Ovarrücken ist aufgewölbt, so daß der Griffelansatz seitlich zu liegen kommt (wie bei den *Rosoideae)*. Das Ovar sitzt entweder am Grunde des Blütenbechers oder weit oben seitlich. Die Staubblattzahl variiert zwischen 2 und über 100. Am stärksten ausgeprägt ist die Blütenzygomorphie bei *Acioa,* wo die Stamina einseitig zu einem Band verwachsen sind (Abb. **88**s), eine



Abb. 88 *Rosales*. – **a–b)** *Sieversia reptans*, Blüte. a. Von oben. b. Von unten (mit Außenkelch). **c)** *Alchemilla vulgaris*, Blüte. **d)** *Prunus cerasus*, Blüte. **e)** *Malus spectabilis*, Blüte. **f–k)** Schematische Blütenlängsschnitte. f. *Spiraea lanceolata*. g. *Fragaria vesca*. h. *Rosa canina*. i. *Prunus avium*. k. *Pyrus communis*. **l–r)** Schematische Fruchtlängsschnitte (schwarz: harte Teile, punktiert: fleischige Teile). l. *Spiraea*. m. *Potentilla*. n. *Fragaria*. o. *Rubus*. p. *Rosa*. p. *Prunus*. r. *Malus*. **s)** *Acioa guianensis*, Blütenlängsschnitt. **t)** *Cnestis grisea*, Blüte. **u)** *C. palala*, Frucht. (a, b nach Hegi, f–r nach Firbas, s nach Focke, t nach Gilg, u nach Corner).

gewisse Parallele zu den *Papilionoideae* (s. dort!). Die Ovarien entwikkeln sich zu fleischigen oder trockenen Steinfrüchten (eßbar bei *Chrysobalanus icaco:* Icacopflaume).

Die **Connaraceae**, ebenfalls tropisch, sind im Gegensatz zu den *Chrysobalanaceae* vorwiegend altweltlich verbreitet. Sie stellen vielfach

Tab. 2: Gliederung der *Rosaceae* (vgl. S. 203) (n. Frohne, Jensen, verändert)

Spiraeoideae	*Rosoideae*	*Prunoideae*	*Maloideae*
(Abb. **88** f, l)	(Abb. **88** a–c, g, h, m–p)	(Abb. **88** d, i, q)	(Abb. **88** e, k, r)
verschiedene Ziersträucher (meist ostasiatisch)	viele Gattungen mit europäischen Vertretern	Steinobstgewächse	Kernobstgewächse
G ⑤ → 1	5 → 1 / 5 → ∞	5 → ①	⑤ → 1
oft apokarp	apokarp	apokarp, wenn mehrkarpellig	z. T. synkarp
Ovar oberständig bis mittelständig	do.	mittelständig	halbunterständig bis unterständig
Früchte: oft aus Balgfrüchtchen	meist aus Nüßchen	meist Steinfrüchte	± fleischig (Kernobst)
Spiraea (Spierstrauch), *Aruncus* (Geißbart)	*Fragaria* (Erdbeere: Blütenboden fleischig), *Rosa* (Hagebutte: Blütenbecher fleischig), *Rubus* (Brombeere: aus Steinfrüchtchen)	*Prunus* (Kirsche, Pflaume, Zwetschge, Aprikose, Pfirsich, Mandel, Schlehe)	*Malus* (Apfel), *Pyrus* (Birne) *Crataegus* (Weißdorn)

schlingende Holzgewächse mit unpaarig gefiederten, aber stipellosen Blättern dar. Blatt- und Fiederbais sind verdickt (ob Gelenke wie bei *Leguminosae?)*. Die 4- bis 5zähligen Blüten sind oft völlig isomer und zeigen ein apokarpes Gynoecium (Abb. **88**t). Die Karpelle entwickeln sich zu Bälgen. Die Samen werden darin oft mit starken Farbkontrasten präsentiert (Frucht rot, Samen schwarz mit gelbem Arillus oder mit Sarcotesta [Abb. **88**u]).

Die **Leguminosae** (Hülsengewächse) bilden mit über 15 000 Arten die drittgrößte Familie der Blütenpflanzen. Ein Aspekt ihres Erfolges ist der, daß sie überwiegend mit Wurzelknöllchenbakterien *(Rhizobium)* in Symbiose leben. Durch diese Möglichkeit, fixierten Luftstickstoff im Boden zu benützen, werden die Pflanzen konkurrenzfähiger. Vegetativ sind sie gekennzeichnet durch Fiederblätter mit Stipeln (Abb. **89**h). Reduktionen zu einfachen, kleinen Blättern kommen z. B. bei den Ginsterverwandten vor, zu „Phyllodien" bei Akazien (Abb. **27**d), Elaborationen zu Ranken bei Vicieen (Abb. **30**a, b). Vielfach besitzen die Blatt- und Fiederstiele Gelenke, mit denen die Blätter Bewegun-

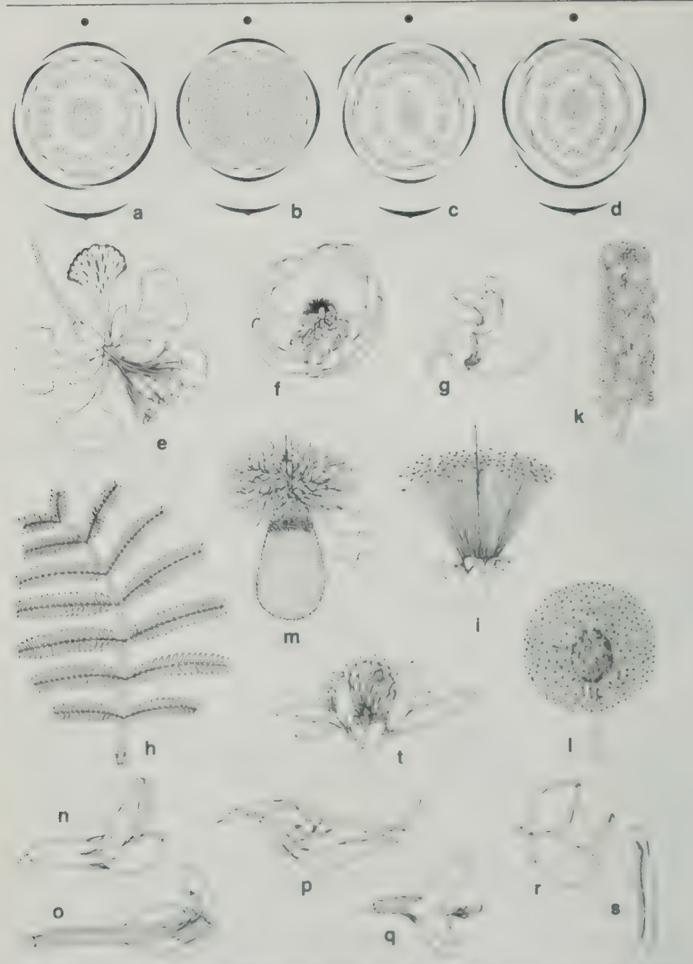


Abb. 89 *Leguminosae*. – **a–d)** Blutendiagramme. a. *Parkia africana*. b. *Acacia latifolia*. c. *Cercis siliquastrum*. d. *Vicia faba*. **e)** *Delonix regia*, Blute. **f)** *Bauhinia monandra*, Blute. **g)** *Cercis siliquastrum*, Blute. **h)** *Acacia melanoxylon*, Laubblatt. **i)** *Inga sessilis*, Blute. **k)** *Acacia longifolia*, Blutenstand. **l)** *Mimosa pudica*, Blutenstand. **m)** *Parkia auriculata*, Blutenstand (s: sterile Schaubluten, n: sterile Nektarbluten, f: fertile Bluten). **n–o)** *Tetragonolobus siliquosus*. n. Blute. o. Blute, langshalbiert, ohne Fahne und Flugel, Filamentenden kolbig verdickt. **p)** *Lotus berthelotii*, Blute. **q)** *Genista pilosa*, explodierte Blute. **r)** *Lupinus perennis*, Blute mit Pumpmechanismus. **s)** *Lathyrus vernus*, Gynoeciumspitze mit Fegemechanismus. **t)** *Trifolium pratense*, Blutenstand. (a–d, r, s nach Taubert, e nach Kunkel, i, m nach Vogel).

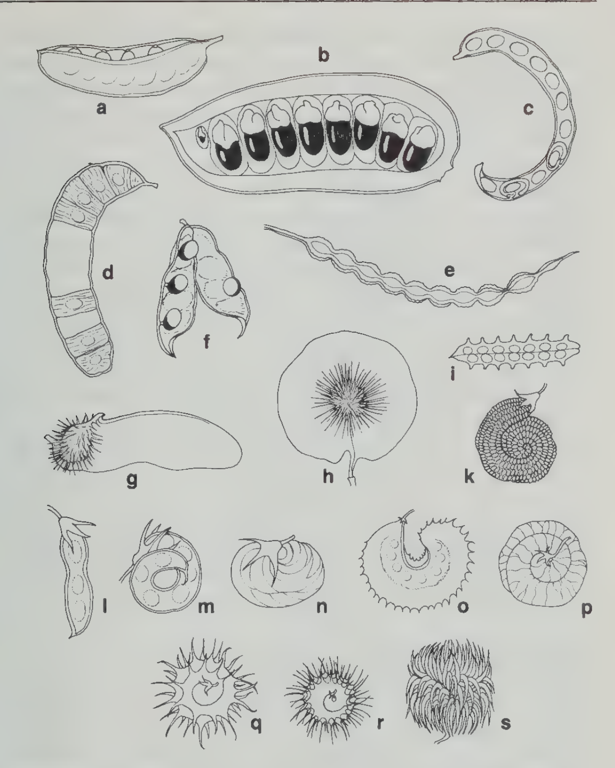


Abb. 90 *Leguminosae.* – Vielfalt der Fruchtdifferenzierung. **a, b)** *Caesalpinioideae.* **c, d)** *Mimosoideae.* **e–s)** *Papilionoideae.* a. *Caesalpinia sepiaria.* b. *Afzelia quanzensis.* c. *Acacia* spec. d. *Entada natalensis.* e. *Sophora tetraptera.* f. *Abrus precatorius.* g. *Centrolobium robustum.* h. *Pterocarpus erinaceus.* i. *Biserrula pelecinus.* k. *Scorpiurus vermiculatus.* **l–s)** *Medicago*-Arten. l. *M. sativa* ssp. *falcata.* m. *M. sativa* ssp. *sativa.* n. *M. lupulina.* o. *M. radiata.* p. *M. orbicularis.* q. *M. rigidula.* r. *M. disciformis.* s. *M. intertexta.*

gen ausführen können. Im Extremfall, bei *Mimosa,* vermögen die Blätter augenblicklich zusammenzuklappen. Im Blütenbau liegt die Konstanz im einkarpelligen Gynoecium, das sich oft zu einer Hülse entwickelt. Es gibt aber sehr vielfältige Abwandlungen in der Fruchtdifferenzierung (z. B. Bälge, Schließfrüchte, Gliederfrüchte, Rahmenfrüchte, verschiedene Akzessorien, wie Widerhaken oder Flügel) (Abb. **90**). Allerdings sind nur selten fleischige Früchte entwickelt worden. In einzelnen Gattungen besteht die adaptive Radiation zur Hauptsache gerade in verschiedener Fruchtdifferenzierung (z. B.

Medicago, Schneckenklee, Abb. **90**l–s). Auch die Samen zeigen bemerkenswerte Spezialisierungen, z. T. Arillen (z. B. *Afzelia, Acacia*, Abb. **90**b, c); Mimikry von Sarcotestasamen oder Arillussamen kommt ferner konvergent in einzelnen Gattungen aller 3 Unterfamilien vor *(Ormosia, Abrus, Pithecollobium, Batesia*, Abb. **90**f). Ein verwachsener Kelch und häufige Zygomorphie der meist 5zähligen Blüten sind ebenfalls charakteristisch.

Die *Leguminosae* zerfallen in 3 Unterfamilien. Am urtümlichsten erscheinen die **Caesalpinioideae,** eine Gruppe meist tropischer Holzpflanzen. Im Gegensatz zu den anderen beiden Unterfamilien kommen Wurzelknöllchen hier nur etwa bei einem Drittel der Arten vor. Die 5zähligen Blüten sind teils nur schwach zygomorph, die freien Stamina oft farbig und exponiert (Abb. **89**e, f). Sehr konstant erscheint eine aufsteigende Deckung der Kronblätter in der Knospenlage (Abb. **89**c, f, g). In vielen Gattungen besteht eine Tendenz zur teilweisen Ausbildung von Staminodien oder zum Ausfall gewisser Stamina. Das mediane Petalum zeigt oft ein auffälliges Saftmal (Abb. **89**e). Einige Vertreter sind wegen ihrer schönen Blüten beliebte Zierpflanzen in den Tropen *(Amherstia nobilis; Delonix regia:* Flamboyant; *Bauhinia*-Arten). Als Nutzpflanzen werden verwendet: *Cassia*-Arten (Sennes-Blätter), *Tamarindus indica* (Tamarinde). Im Mittelmeergebiet kommen *Cercis siliquastrum* (Judasbaum) mit „Schmetterlingsblüten" (Abb. **89**g) und *Ceratonia siliqua* (Johannisbrotbaum) vor.

Die **Mimosoideae** haben besonders in tropischen und subtropischen Trockenwäldern und Dornsavannen eine große Artenfülle erreicht. Charakteristisch im Blütenbau ist die optische Dominanz des Androeciums (Abb. **89**a, b, i–l). Die Zahl der Stamina je Blüte ist teilweise vermehrt. Fast immer stehen die meist radiärsymmetrischen Blüten in dichten Blütenständen. Oft sind die langen Filamente auffällig gefärbt. Dafür tritt das Perigon als Schauapparat zurück, ist reduziert. Eigentümliche Differenzierungen haben die Blütenstände von *Dichrostachys* und *Parkia* erfahren, indem die basalen Blüten zu sterilen Schauorganen umgebildet sind. Bei fledermausblütigen *Parkia*-Arten hat sich zudem eine weitere Zone von sterilen, nektarproduzierenden Blüten dazwischengeschoben (Abb. **89**m). Häufig in der Unterfamilie bleiben die reifen Pollen in Tetraden oder Polyaden beisammen. Die artenreichste Gattung bildet *Acacia*. Bemerkenswert ist, daß sie neben *Rhizobium* oft noch andere Symbionten beherbergt, nämlich Ameisen, die in hohlen Nebenblattdornen wohnen und in einigen Arten sogar Futter in Form eiweißreicher Körperchen an Fiederspitzen („Beltsche Körperchen") und als Nektar an der Rhachis erhalten. Andererseits ist nachgewiesen worden, daß *Acacia*-Keimpflanzen mit Ameisen weniger von anderen Insekten aufgefressen werden, als solche, die ohne Ameisen gehalten werden.

Die **Papilionoideae** (Schmetterlingsblütler) sind im Gegensatz zu den beiden anderen Unterfamilien fast weltweit verbreitet. Sie haben neben holzigen auch sehr kleine, krautige Wuchsformen entwickelt. Mit 9000 Arten sind sie die artenreichste der 3 Unterfamilien. Ihre Blüten sind recht einheitlich gebaut, was die Zahl und Stellung der Organe betrifft: K (5) C 5 A 10 G 1. Im Gegensatz zu den *Caesalpinioideae* ist die Knospendeckung der Petalen absteigend (Abb. **89**d). Die meisten *Papilionoideae* weisen „Schmetterlingsblüten" auf. Bei dieser Blütenkonstruktion liegen Androecium und Gynoecium verborgen in den zwei unteren Kronblättern, die das „Schiffchen" bilden (Abb. **89**n, o). Überdies sind meistens die Stamina miteinander zu einer Röhre verwachsen, die das langgestreckte, starre Gynoecium umgibt. Androecium und Gynoecium bilden somit eine bestäubungsbiologische Funktionseinheit. Überwiegend ist jedoch das obere mediane Stamen frei und läßt damit durch zwei seitliche Schlitze den Zugang zum tiefversenkten Nektarium an der Gynoeciumbasis frei. Nur bei reinen Pollenblumen, wie etwa in der Ginsterverwandtschaft, sind alle 10 Stamina gleichmäßig verwachsen. Pollen und Narbe werden nur durch bestimmte Bewegungen beim Blütenbesuch freigegeben. Im einzelnen haben sich vielfach parallel verschiedene Präsentationsmechanismen differenziert. Das „Schiffchen" und die beiden oberen seitlichen Petalen (die „Flügel"), die oft durch seitliche Falze je mit dem „Schiffchen" verbunden sind – nur das obere, meist größte und oft mit einem Saftmal versehene Petalum ist frei („Fahne") –, bilden gewöhnlich den Landeplatz für Insekten. Dabei wird die Schiffchenspitze niedergedrückt. Beim Klappmechanismus treten Antheren und Gynoeciumspitze ganz aus dem Schiffchen heraus und nach dem Besuch wieder hinein (z. B. *Laburnum, Trifolium*) (Abb. **89**t). Beim Bürstenmechanismus bürsten steil nach oben abstehende Haare an der Griffelspitze den Pollen aus der Schiffchenspitze heraus *(Vicia, Lathyrus) (Abb.* **89**s). Beim Pumpmechanismus wirken die verdickten Filamentenden wie ein Kolben und ein kleines Loch an der sonst verklebten Schiffchenspitze wie eine Düse, aus welcher der Pollen fadenförmig herausgepreßt wird *(Lotus, Lupinus)* (Abb. **89**n–p, r). Beim Schnellmechanismus stehen Schiffchen und Bestäubungsorgane unter Spannung. Bei einer Insektenlandung verstärkt sich die Spannung und entlädt sich, indem das Schiffchen abwärts klappt, die Stamina und der Griffel gleichzeitig explosionsartig nach oben schnellen. Im Gegensatz zu den 3 vorherigen Mechanismen ist diese Bewegung nicht reversibel *(Genista, Sarothamnus)* (Abb. **89**q). Bei wenigen urtümlicheren Gruppen *(Sophoreae)* sind die Blüten nicht „typische" Schmetterlingsblüten, indem hier Androecium und Gynoecium frei präsentiert werden, ohne vom Schiffchen eingeschlossen zu sein.

Zu den *Papilionoideae* gehören zahlreiche der wichtigsten Nutzpflanzengattungen. Besonders die eiweiß- oder fettreichen Samen

(Embryonen) sind Energielieferanten: Bohnen *(Phaseolus, Dolichos)*, Erbsen *(Pisum, Cajanus)*, Sojabohne *(Glycine)*, Erdnuß *(Arachis)*. Auch verschiedene der wichtigsten Futterpflanzen gehören dazu: z. B. Klee *(Trifolium)*, Luzerne *(Medicago sativa)*, Lupinen *(Lupinus)*. Wegen ihrer Wurzelknöllchenbakterien werden diese Gattungen teils auch zur „Gründüngung", der Verbesserung stickstoffarmer Böden, benützt.

Literatur

Bandel, G. 1974: Chromosome numbers and evolution in the *Leguminosae*. – Caryologia 27: 17–32.

Berg, R. Y. 1979: Legume, seed, and myrmecochorous dispersal in *Kennedia* and *Hardenbergia (Fabaceae)*, with a remark on the Durian theory. – Norw. J. Bot. 26: 229–254.

Chalice, J. S. 1974: *Rosaceae* chemotaxonomy and the origins of the *Pomoideae*. – Bot. J. Linn. Soc. 69: 239–259.

Dickison, W. C. 1971/1973/1973/1973: Anatomical studies in the *Connaraceae* I II III/IV. – J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 87: 77–86 / 88: 120–136 / 89: 121–138 / 89: 166–171.

– 1979: A survey of pollen morphology of the *Connaraceae*. – Pollen Spores 21: 31–79.

Harborne, J. B. et al. 1971: Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. – Academic Press, London.

Kania, W. 1973: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rosaceenblüten. – Bot. Jahrb. Syst. 93: 175–246.

Ladizinsky, G. 1979: Seed dispersal in relation to the domestication of Middle East legumes. – Econ. Bot. 33: 284–289.

Leinfellner, W. 1970: Zur Kenntnis der Karpelle der Leguminosen. II. *Caesalpiniaceae* und *Mimosaceae*. – Oesterr. Bot. Z. 118: 108–120.

– 1970: Über die Karpelle der Connaraceen. – do. 118: 542–559.

Polhill, R. M., Raven, P. H. (eds.) 1981: Advances in legume systematics. – Royal Botanic Gardens, Kew.

Prance, G. T. 1972: *Chrysobalanaceae*. – Flora Neotropica, Monograph No. 9. – New York Botanical Garden, New York.

Stebbins, G. L. 1976: Seed and seedling ecology in annual legumes. I II. – Oecol. Plant 11: 321–331/333–344.

Ordnung Geraniales

Die *Geraniales* werden gewöhnlich als Beispiele für „typische" Dikotylen-Blüten zitiert, was Zahl und Stellung ihrer Organe angeht. Sie verhalten sich meist regelmäßig pentamer und pentazyklisch (Abb. **91**e, g) (Gynoecium allerdings 3zählig bei *Erythroxylaceae, Tropaeolaceae* und *Euphorbiaceae)*. Die Fruchtdifferenzierung ist mannigfaltig, eine Tendenz zur Ausbildung von Spaltfrüchten fällt dabei auf *(Geraniaceae, Tropaeolaceae, Euphorbiaceae*, z. T. *Zygophyllaceae)* und von explosiv verbreiteten Samen *(Oxalidaceae, Geraniaceae, Balsaminaceae, Euphorbiaceae)*. Heterostylie kommt ebenfalls in mehreren Familien vor *(Oxalidaceae, Linaceae, Erythroxylaceae)*. Nektardrüsen sitzen, meist wenig umfangreich, am Blütenboden, vereinzelt bei zygomorphen Blüten auch in Sporne versenkt *(Tropaeolaceae*, vereinzelt bei *Geraniaceae)*. Eine Tendenz zur Ausbildung von Obturatoren

(Gewebedach über der Mikropyle als Pollenschlauchleiter) kommt verschiedentlich vor *(Geraniaceae, Linaceae, Euphorbiaceae).*

Die **Oxalidaceae** (Sauerkleegewächse) bestehen vorwiegend aus tropischen und subtropischen Kräutern, seltener Bäumen, mit Fiederblättern, die sich langsam bewegen können (Abb. **91**a). Das Ovar ist synkarp, die Griffelregion apokarp (Abb. **91**b). Früchte entwickeln sich zu Kapseln oder Beeren. Beim Sauerklee *(Oxalis)* entwickelt die Samenperipherie ein eigentümliches Schwellgewebe, aus welchem der innere, harte Teil bei der Reife herausgeschleudert und dabei durch die offene Fruchtwand ins Freie befördert wird (Abb. **89**c, d).

Die **Geraniaceae** (Storchschnabelgewächse), meist gemäßigt verbreitete Kräuter oder Halbsträucher mit gelappten oder gefiederten Blättern, sind vielfach Besiedler von Trockengebieten (z. B. in Südafrika). Im Unterschied zu den *Oxalidaceae* sind hier auch die Griffel synkarp. Die Früchte differenzieren sich meist zu Spaltfrüchten, im einzelnen mit verschiedenen Verbreitungsadaptationen: entweder werden die Samen weggeschleudert (verschiedene *Geranium*-Arten, Abb. **91**f), oder die Spaltteile heften sich mitsamt den Samen an Tiere an (weitere *Geranium*-Arten), oder die Spaltteile mit den Samen verschieben und verankern sich am Boden mit hygroskopischen Bewegungen *(Erodium:* Reiherschnabel, Abb. **91**i). Bei einigen *Geranium*-Arten sind die Petalen genagelt und die Blüten stieltellerförmig (choripetal!). Bei *Pelargonium* (Zier-„Geranien“) kommt ein in die Blütenbasis versenkter Sporn vor und eine auch äußerliche Tendenz zur Zygomorphie (Abb. **91**h, k).

Die **Tropaeolaceae** (Kapuzinerkressegewächse) sind kletternde Kräuter Südamerikas. In den zygomorphen Blüten bildet das obere mediane Sepalum einen Sporn (Abb. **91**l). Kelch und Krone sind 5zählig. Das Androecium hat nur 8 Stamina. Das Gynoecium besteht aus 3 bis zur Narbe verwachsenen Karpellen. Jedes enthält nur eine Samenanlage. Das Ovar differenziert sich zu einer Spaltfrucht (Abb. **91**m). Die Pflanzen enthalten Senfölglukoside, weshalb ihre Früchte auch als Kappernersatz verwendet werden.

Die mit zahlreichen schönblütigen Arten in den Tropen verbreiteten **Balsaminaceae** (Springkrautgewächse) fallen vor allem durch ihre saftigen Explosionskapseln auf, die ihre Samen wegschleudern (Abb. **91**p, q). Wie bei den *Tropaeolaceae* ist das median hintere Sepalum gespornt (Abb. **91**n, o). Androecium und Gynoecium sind jedoch beide 5zählig. Die postgenital verwachsenen Antheren bedecken das Gynoecium. In Mitteleuropa heimisch ist nur *Impatiens noli-tangere.* Weitere Arten sind als Unkräuter in Wäldern *(I. parviflora)* oder an Flüssen *(I. glanduligerum)* eingeschleppt.

Die **Zygophyllaceae** bestehen vorwiegend aus Kräutern oder Sträuchern mit einfachen oder paarig gefiederten, teils etwas sukkulenten

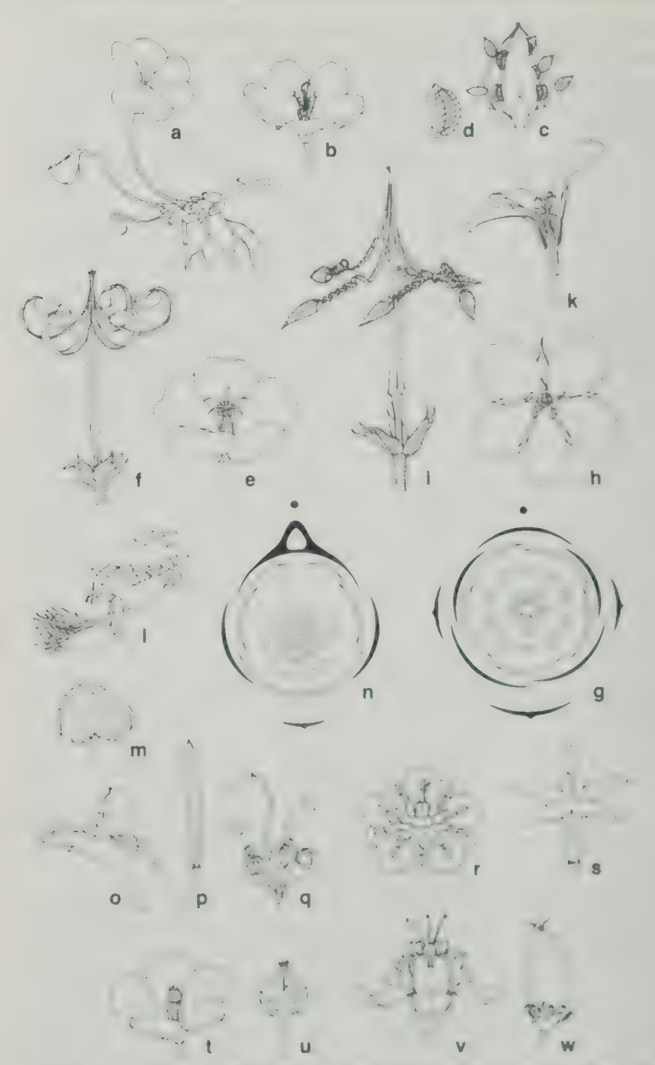


Abb. 91 *Geraniales* – **a–d)** *Oxalis acetosella*. a. Vegetativer Sproß. b. Blüte. c. Explodierende Frucht. d. Same, noch im Schwellgewebe. **e–f)** *Geranium pratense*. e. Blüte. f. Frucht. **g)** *Geranium*, Blütendiagramm. **h–i)** *Erodium manescavi*. h. Blüte. i. Frucht. **k)** *Pelargonium ternatum*, Blütenlängsschnitt. **l)** *Tropaeolum peregrinum*, Blüte. **m)** *T. majus*, Frucht. **n)** *Impatiens scabrida*, Blütendiagramm. **o–q)** *I. parviflora*. o. Blüte. p. Frucht. q.

Blättern, viele in Trockengebieten, auch in Wüsten (Abb. **91**r). Die Fruchtdifferenzierung ist recht mannigfaltig und zeigt z. T. ausgeprägte Adaptationen an Trockengebiete (Synaptospermie, Windroller) (Abb. **91**s).

Im Gegensatz zu den ähnlichen *Geraniaceae* sind bei den **Linaceae** (Leingewächsen) die Laubblätter einfach. Die Blüten haben öfter genagelte Petalen und sind stieltellerförmig. Die Früchte entwickeln sich meist zu Kapseln. *Linum usitatissimum* (Lein, Flachs) ist eine alte Kulturpflanze (Fasern für Leintücher, Samen offizinell und zur Ölgewinnung) (Abb. **91**t, u).

Nahe verwandt mit den *Linaceae* sind die tropischen **Erythroxylaceae.** Sie unterscheiden sich von ihnen durch komplizierte Petalenanhängsel (Nektarien?), die basal zu einer Röhre verwachsenen Stamina und die Steinfrüchte (Abb. **91**v, w). *Erythroxylon coca* und *E. novogranatense* liefern das Rauschgift Cocain.

Die **Euphorbiaceae** (Wolfsmilchgewächse) bilden eine sehr gattungs- und artenreiche und sowohl im vegetativen als auch im reproduktiven Bereich vielgestaltige Familie. Charakteristisch sind eingeschlechtige Blüten. Das Gynoecium ist meist 3zählig, die freien Griffeläste oft 2lappig oder stärker aufgespalten (Abb. **92**a–c, o–q). Jedes Karpell enthält nur 1–2 Samenanlagen; diese weisen oft einen Obturator auf, eine Anschwellung über der Mikropyle, die zur Blütezeit mit der Pollenschlauchleitung, zur Fruchtzeit mit der Ausschleuderung der Samen zusammenhängt. Die Früchte sind gewöhnlich Spaltfrüchte, die dazu noch explodieren und damit die Samen freisetzen, die oft ein Elaiosom (Caruncula) führen (Abb. **92**aa, ab). In den männlichen Blüten haben bemerkenswerte Evolutionstendenzen zur Synandrie geführt *(Phyllanthus)* (Abb. **92**f, g) oder zu bäumchenartig verzweigten Stamina, deren Antheren sich explosiv öffnen *(Ricinus)* (Abb. **92**h).

Die weitaus artenreichste Gattung *Euphorbia* (Wolfsmilch) mit über 1500 Arten zeigt eine große Spannweite ihrer Wuchsformen: Stammsukkulente Bäume (Abb. **92**m) in altweltlichen, warmen Trockengebieten von eindrücklicher Konvergenz mit den neuweltlichen Säulenkakteen bis zu den weltweit verbreiteten kleinen Kräutern. Besonders bemerkenswert bei *Euphorbia* sind perfekte Pseudanthien, die hier als Cyathien bezeichnet werden (Abb. **92**n–r). Existierten nicht nahe verwandte Gattungen, bei denen diese Differenzierung weniger elaboriert ist, wäre der Nachweis weniger leicht, daß die Cyathien wirklich

---

Explodierende Frucht. **r–s)** *Zygophyllum cornutum.* r. Blüte, s. Frucht. **t–u)** *Linum usitatissimum* t. Blüte. u. Frucht. **v)** *Erythroxylon pulchrum,* langgrifflige Blüte. **w)** *E. coca,* Frucht. (b. m. nach Wettstein, c nach Ulbrich, g, n nach Eichler, k nach Reiche, r nach Engler, v, w nach Peyritsch).

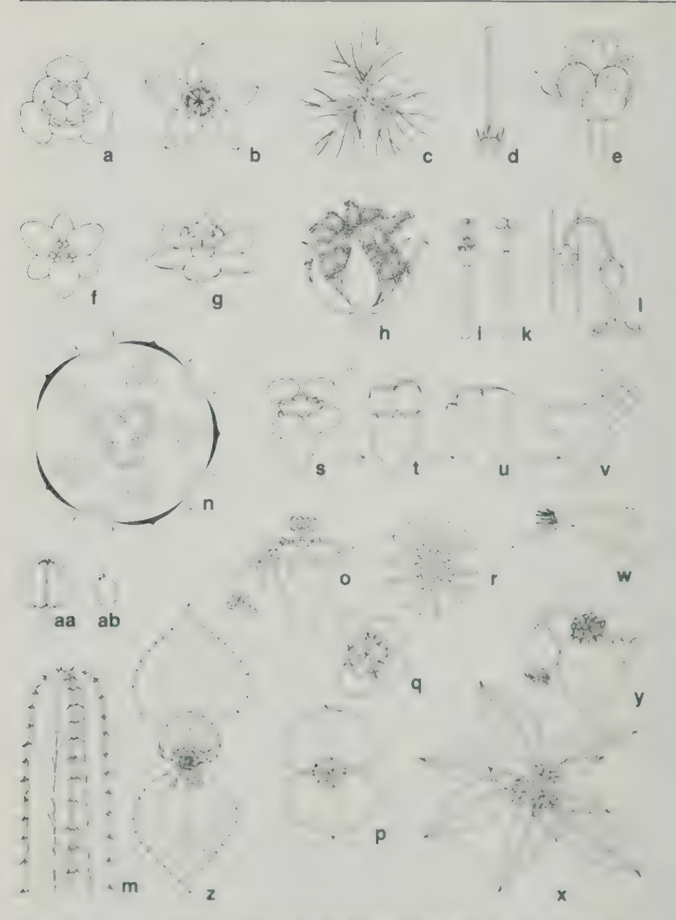


Abb. 92 *Euphorbiaceae*. – **a–e)** Formen weiblicher Blüten. a. *Sauropus macranthus*. b. *Manihot esculenta*. c. *Acalypha hispida*. d. *Dalechampia roezliana*. e. *Mercurialis perennis*. **f–k)** Formen männlicher Blüten. f. *Phyllanthus epiphyllanthus*. g. *Ph. cyclanthera*. h. *Ricinus communis*. i. *Anthostema senegalense*. k. *Euphorbia platyphyllos*. **l)** *Homalanthus* spec., weibliche Blüte. **m)** *Euphorbia candelabrum*, Stammspitze. **n–r)** Cyathienformen bei *Euphorbia*. n. *E. peplus*, Cyathium-Diagramm. o. *E. peplus*. p. *E. milii*. q. *E. marginata*. r. *E. globosa*. **s–v)** Hypothetische Umwandlungsschritte des Cyathiums von *Euphorbia* zu *Pedilanthus* (n = Nektarium). **w)** *Pedilanthus tithymaloides*, Cyathium. **x–y)** *Poinsettia pulcherrima*. x. Blütenstand. y. Cyathium. **z)** *Dalechampia roezliana*, Blütenstand. **aa–ab)** *Euphorbia lathyris*. aa. Frucht. ab. Same. (e nach Wettstein, g, i nach Baillon, k nach Pax, m nach Uhlarz, s–w nach Dressler).

Pseudanthien und keine Blüten darstellen. Das Cyathium ist ein Becher. An seinem oberen Rand alternieren gewöhnlich 5 Schuppen mit 4 oder 5 „Drüsen“, die bei vielen Arten Nektar sezernieren. Vor den 5 Schuppen sitzen 5 Gruppen von im Zickzack angeordneten Stamina mit je einer Einschnürung (Abb. **92**k). Jedes Stamen wird als eine extrem reduzierte männliche Blüte gedeutet, die Einschnürung als Übergang zum Blütenstiel, jede Zickzackgruppe als wickeliger Teilblütenstand. Die 5 Schuppen sind demnach die Tragblätter der 5 Wickel. Bei manchen Arten stehen zwischen den männlichen Blüten Schüppchen, die als Brakteen der Teilblütenstände angesehen werden können. Im Zentrum des Cyathiums sitzt eine einzige, ebenfalls perianthlose weibliche Blüte. Bei der nahe verwandten Gattung *Anthostema* besitzt jede männliche Blüte im Cyathium noch ein kleines Perianth an der Einschnürungsstelle (Abb. **92**i). In anderen Gattungen (z. B. *Homalanthus)* werden die Tragblätter der Blüten oder Teilblütenstände ebenfalls von 2 Nektardrüsen flankiert (Abb. **92**l). Bei *Jatropha*-Arten mit dichasialen oder pleiochasialen Blütenständen haben die Achsen tieferer Ordnung weibliche Blüten, jene höherer Ordnung männliche. Alle diese Beispiele zeigen in Ansätzen verschiedene Züge, die bei den *Euphorbia*-Cyathien zur Perfektion gesteigert vorkommen. Als Schauorgane der meist insektenbestäubten Cyathien wirken die oft gelben, nektarglänzenden Drüsen, seltener farbige Anhängsel der Drüsen *(E. marginata,* Abb. **92**q) oder aber auch farbige Brakteen unterhalb der Cyathien *(E. milii:* Christusdorn, Abb. **92**p; *Poinsettia pulcherrima:* Weihnachtsstern, Abb. **92**x, y). Noch extremer spezialisiert erscheinen allerdings die Cyathien bei der südamerikanischen Gattung *Pedilanthus*. Sie sind auffällig rot, extrem zygomorph, die Nektarien nach innen verlagert, wobei der Nektar in einem Sporn gespeichert wird (Abb. **92**s–w). Damit stellen sie perfekte Vogelblumen dar, die von Kolibris besucht werden.

Einen ganz anders gebauten Pseudanthientyp als das Cyathium weist die Gattung *Dalechampia* auf, bei welchem 2 große, weiße Hochblätter und ein gelbes Polster von modifizierten Phyllomen optisch attraktiv sind (Abb. **92**d, z). Das Polster sezerniert teils ein Harz, das von gewissen Bienen *(Meliponini, Euglossini)* zum Nestbau verwendet wird.

Bei den meisten der fast 300 Gattungen der Familie jedoch sind die Infloreszenzen weniger stark elaboriert, so etwa bei dem auch in Mitteleuropa vorkommenden Bingelkraut *(Mercurialis,* Abb. **92**e). Einige Gattungen führen Milchsaft („Wolfsmilch“) in ihren Organen, verschiedene werden deshalb als Kautschuklieferanten benutzt, vor allem *Hevea brasiliensis*. Weitere Nutzpflanzen sind etwa *Ricinus* (Ricinusöl aus Samen als Motorenschmiermittel), *Manihot* (Maniok, Cassave, mit eßbaren, stärkehaltigen Knollen, in den Tropen vielerorts angebaut).

Literatur

Berg, R. Y. 1975: Fruit, seed and myrmecochorous dispersal in *Micrantheum (Euphorbiaceae)*. – Norw. J. Bot. 22: 173–194.

Grey-Wilson, C. 1980: The *Impatiens* of Africa. – Balkema, Rotterdam.

Hesse, M. 1980: Ultrastruktur und Entwicklungsgeschichte des Pollenkitts von *Euphorbia cyparissias, E. palustris* und *Mercurialis perennis (Euphorbiaceae)*. – Plant Syst. Evol. 135: 253–263.

Narayana, L. L., Rao, D. 1978: Systematic position of *Humiriaceae, Linaceae*, and *Erythroxylaceae* in the light of their comparative floral morphology and embryology. A discussion. – J. Ind. Bot. Soc. 57: 258–266.

Oltmann, O. 1971: Pollenmorphologisch-systematische Untersuchungen innerhalb der *Geraniales*. – Dissertationes Botanicae 11. – Cramer, Lehre.

Tokarski, M. 1972: Morphological and taxonomical analysis of fruits and seed of the European and Caucasian species of the genus *Geranium* L. – Monogr. Bot. 36: 5–115.

Venkata, Rao, C. 1971: Anatomy of the inflorescence of some *Euphorbiaceae*. With a discussion on the phylogeny and evolution of the inflorescence including the cyathium. – Bot. Not. 124: 39–64.

Verdus, M.-C. 1979: Convergence intergénérique chez les Euphorbes succulentes. – Bull. Soc. Bot. Franc. 126, Actual. Bot. 1979, 3: 99–108.

Webster, G. L. 1975: Conspectus of a new classification of the *Euphorbiaceae*. – Taxon 24: 593–601.

Ordnung Sapindales

Die *Sapindales* umfassen zahlreiche Familien, die bisher in verschiedener Verteilung zu kleineren Ordnungen gruppiert worden sind. Ähnliche Evolutionstendenzen in verschiedenen Merkmalsbereichen, aber in wechselnder Kombination innerhalb der Ordnung machen es jedoch schwer, überzeugende Grenzen zu finden. Deshalb wird hier auf eine weitere Untergliederung verzichtet und die Ordnung in ihrem weitesten Sinn aufgefaßt. Die *Sapindales* bestehen vorwiegend aus Holzpflanzen mit Fiederblättern. Nur wenige Familien haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in extratropischen Gebieten *(Aceraceae, Hippocastanaceae)*. Wie bei den *Geraniales* sind die Blüten oft aus fünf 5zähligen Wirteln aufgebaut. Im Gegensatz zu ihnen ist jedoch meist ein großer nektarsezernierender Discus vorhanden (Abb. **93**c, i, l). Es besteht eine stärkere Tendenz zur Zygomorphie *(Polygalaceae, Aceraceae, Melianthaceae*, seltener bei *Rutaceae)*. Besonders charakteristisch erscheinen schrägzygomorphe Blüten mit 3 Karpellen (Symmetrieebene schräg zur Medianebene: z. T. *Malpighiaceae, Sapindaceae, Hippocastanaceae, Sabiaceae, Vochysiaceae, Rutaceae)*. In 3 Familien kommt z. T. Apokarpie vor *(Rutaceae, Simaroubaceae, Anacardiaceae)*, wobei sich in den beiden ersten Familien meist Narbenregion und Griffel postgenital miteinander vereinigen (Abb. **93**b, c, i, k, **94**k). Bei einer Fülle verschiedener Fruchtformen ist ferner eine besondere Tendenz zu geflügelten Früchten erkennbar *(Rutaceae, Simaroubaceae, Malpighiaceae, Polygalaceae, Anacardiaceae, Aceraceae, Sapindaceae)* (Abb. **93**k, **94**c–e, i, **95**c, d, m). Anatomisch sind Sekretzellen

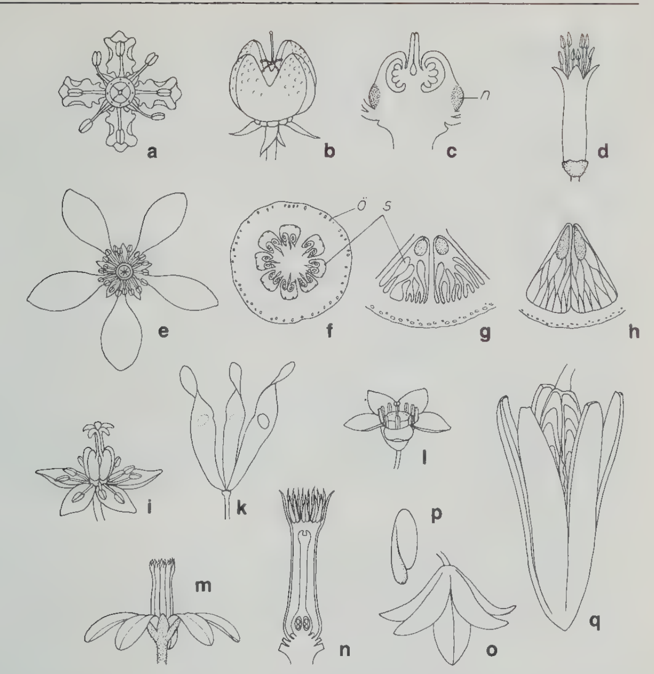


Abb. 93 *Sapindales.* – **a–c)** *Ruta graveolens.* a. Blüte. b. Frucht. c. Gynoecium-Längsschnitt (n: Nektardrüse). **d)** *Correa speciosa,* Blüte. **e)** *Poincirus trifoliata,* Blüte. **f–h)** *Citrus limon.* f. Ovarquerschnitt nach der Blütezeit (ö: Öldrüsen). g. Entwicklung der Saftschläuche (s). h. Reifestadium. **i–k)** *Ailanthus glandulosa.* i. Blüte. k. Frucht. **l)** *Boswellia sacra,* Blüte. **m–n)** *Melia azedarach.* m. Blüte. n. Androecium und Gynoecium längsgeschnitten. **o–p)** *Toona serrulata.* o. Frucht. p. Same. **q)** *Entandrophragma angolense,* Frucht. (c nach Gut, d, i–l nach Engler, f–h nach Rauh, n–q nach Harms).

oder -gänge für mehrere Familien charakteristisch *(Rutaceae, Burseraceae, Simaroubaceae, Meliaceae, Anacardiaceae).* Systematische Beziehungen scheinen vor allem zu den *Geraniales* und *Rosales* zu bestehen.

Die **Rutaceae** (Rautengewächse) bilden die artenreichste Familie der *Sapindales.* Charakteristisch sind Öldrüsen im Gewebe, die oft als Punkte von Auge sichtbar sind (Blätter, z. B. auch Schale der *Citrus*-Früchte) und oft einen starken Geruch verursachen (Abb. **93**a, b, f–h). Bei der australischen Gattung *Correa* besteht eine Tendenz zur Ausbildung von Vogelblumen mit langer, durch postgenitale Verwachsung der Petalen entstandener Kronröhre (Abb. **93**d). Die Fruchtdifferenzierung ist sehr mannigfaltig (Steinfrucht, Beere, Kapsel, Spaltfrucht,

Samara). Zu den eigenartigsten Fruchtformen gehören die *Citrus*-Früchte (Abb. **93**f–h). Hier wachsen zottenartige, saftige Emergenzen von der Innenfläche des Ovars in die Ovarhöhle hinein, füllen sie schließlich aus und bilden das Fruchtfleisch.

Bei den mit den *Rutaceae* nahe verwandten **Simaroubaceae** sind Ölzellen, falls überhaupt vorhanden, auf die Achsen beschränkt. Der Götterbaum *(Ailanthus glandulosa)* aus China wird in Mitteleuropa oft als Zierbaum angepflanzt (Abb. **93**i, k).

Die **Burseraceae** sind charakterisiert durch schizogene Harzgänge in der Rinde und totale Synkarpie (gegenüber vielen *Rutaceae* und *Simaroubaceae)*. Genutzt wird das Holz etwa bei *Boswellia sacra* (Weihrauch) (Abb. **93**l) und *Commiphora abyssinica* (Myrrhe).

Bei den artenreichen **Meliaceae** sind die Stamina zu einer langen Röhre verwachsen (Abb. **93**m, n). Die Früchte entwickeln sich vielfach zu Kapseln mit geflügelten Samen (Abb. **93**o–q). Verschiedene Vertreter werden wegen ihres Holzes geschätzt, so etwa *Swietenia mahagoni* (Echtes Mahagoniholz). Als Zierbaum wird im Mittelmeergebiet der Persische Flieder *(Melia azedarach)* oft angepflanzt (Heimat: NW-Indien!).

Die **Malpighiaceae** zeichnen sich aus durch sehr einheitlichen Blütenbau. Ihre neotropischen Vertreter bilden außen an den Kelchblättern auffällige Drüsen, die Öl ausscheiden (Abb. **94**a). Nektar fehlt. Das Öl wird von Bienen (Anthophoriden) gesammelt, die eine spezielle Sammelvorrichtung dazu entwickelt haben. Bei dem dermaßen beschränkten Besucherkreis ist auch die adaptive Radiation der Blütenformen gering geblieben. Dafür sind die Wuchsformen um so mannigfaltiger. Altweltliche *Malpighiaceae* haben keine Öldrüsen, sondern extranuptiale Nektaren an ihrer Stelle. Blütenbesucher sammeln bei ihnen nur Pollen. Die Tendenz zur Ausbildung geflügelter Früchte ist bei den *Malpighiaceae* besonders auffällig (Abb. **94**b–e).

Bei den **Vochysiaceae**, mehrheitlich neotropischen Holzpflanzen, sind die schräg zygomorphen, oft großen Blüten meist gespornt und enthalten nur ein einziges fertiles Stamen (Abb. **94**f).

Die **Polygalaceae** (Kreuzblumengewächse) sind gekennzeichnet durch ihre „Schmetterlingsblüten", deren Strukturelemente jedoch denen der *Papilionoideae(Leguminosae)* nicht homolog sind: Das „Schiffchen", welches Androecium und Gynoecium einschließt, besteht hier aus *einem* medianen Kronblatt, die „Fahne" aus 2 *Kelch*blättern (Abb. **94**g, h). Wie bei den meisten *Papilionoideae* sind die Stamina zu einer hinten offenen Röhre um das Gynoecium verwachsen.

Die **Anacardiaceae** sind Holzpflanzen mit Harzgängen. Bei den meisten Gattungen ist das Gynoecium monomer (Abb. **94**l–p) oder pseudomonomer (Abb. **94**q, s) mit einer Samenanlage, die einen oft sehr langen Funiculus aufweist (Abb. **94**o). Bemerkenswert ist die Tendenz

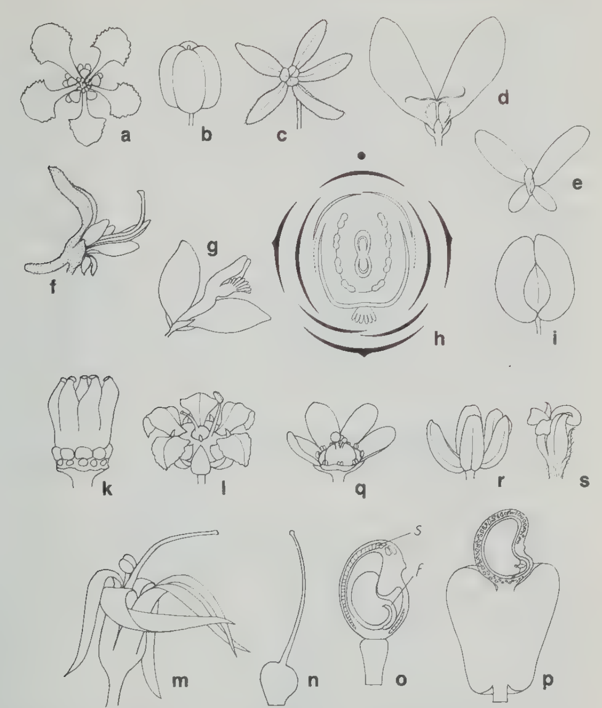


Abb. 94 *Sapindales.* – **a)** *Malpighia glabra,* Blüte. **b)** *M. biflora,* Frucht. **c)** *Galphimia brasiliensis,* Frucht. **d)** *Acridocarpus zanzibaricus,* Frucht. **e)** *Tetrapteris crispa,* Teilfrucht. **f)** *Vochysia oppugnata,* Blüte. **g)** *Polygala vulgaris,* Blüte. **h)** *P. myrtifolia,* Blütendiagramm. **i)** *Monnia lorentziana,* Frucht. **k)** *Spondias purpurea,* Gynoecium. **l)** *Mangifera indica,* Blüte. **m–p)** *Anacardium occidentale.* m. Blüte. n. Gynoecium. o. Junge Frucht, längsgeschnitten (f: Funiculus, s: Sekretlücke). p. Reife Frucht, längsgeschnitten. **q)** *Schinus molle,* weibliche Blüte. **r–s)** *Pistacia chinensis.* r. Männliche Blüte. s. Weibliche Blüte. (b–e nach Niedenzu, f nach Petersen, g, i nach Chodat, h nach Eichler, m, o, q–s nach Copeland, p nach Engler).

zur Vereinfachung der Blüten, Diözie und Ausbildung von Kätzchen, verbunden mit Windblütigkeit bei *Pistacia* und *Amphipterygium* (Abb. **94**r, s). Viele Vertreter bilden eßbare Früchte oder Samen aus: *Anacardium occidentale* (Cashew nut), *Spondias mombin* (Mombinpflaume), *Pistacia vera* (Pistazie), *Mangifera indica* (Mango). Die Frucht- oder Fruchtstandsachsen werden teilweise eigentümlich differenziert und spielen verschiedenartige Rollen in der Verbreitungsbiologie *(Anacardium:* fleischig, eßbar! *Cotinus:* Behaartes Flugorgan; *Laurophyllus:* verbreitert, als Schauorgan (?); *Blepharocarya:* Behäl-



Abb. 95 *Sapindales, Juglandales, Myricales.* – **a–c)** *Serjania erecta.* a. Blüte. b. Blütendiagramm. c. Frucht. **d)** *Diatenopteryx sorbifolia.* Frucht. **e)** *Blighia sapida.* Frucht (a: Arillus). **f)** *Litchi chinensis.* Frucht, längsgeschnitten (a: Arillus). **g)** *Koelreuteria paniculata.* Samenanlage. **h)** *Aesculus hippocastanum.* Frucht. **i)** *Melianthus minor.* Blüte. **k–m)** *Acer pseudoplatanus.* k. Männliche Blüte, längsgeschnitten. l. Weibliche Blüte, längsgeschnitten. m. Frucht. **n–o)** *Juglans regia.* n. Männlicher und weiblicher Blütenstand. o. Frucht. **p)** *Engelhardtia rigida.* Frucht. **q)** *Pterocarya stenoptera.* Frucht. **r–s)** *Myrica gale.* r. Männlicher Blütenstand. s. Weiblicher Blütenstand. (a, c nach Radlkofer, b nach Eichler, d nach Martius, f nach Baillon, g nach Guérin, k, l nach Pax, m nach Ulbrich, n teils nach Hempel u. Wilhelm, o nach Troll, p, q nach Stone, r, s nach Elias).

ter der Flugfrüchte; *Amphipterygium:* geflügeltes Flugorgan). Einige Vertreter sezernieren stark irritierende Substanzen *(Rhus*-Arten, *Semecarpus,* Fruchtwand von *Anacardium,* Abb. **94**o, p).

Die **Sapindaceae** bilden eine gattungs- und artenreiche tropische Familie mit einer größeren Zahl von Lianen. Ihre Blüten sind meist schräg zygomorph und weisen einen einseitigen Discus auf (Abb. **95**b). Die Petalen haben oft ventrale Anhängsel, die sich schützend über den Nektar im Blütengrund legen (Abb. **95**a). Die Karpelle zeigen eine Tendenz, sich bei der Fruchtreifung im Ovar aufzuwölben, bald durch Flügel, bald mit den Ovarhöhlen selbst (Abb. **95**c, d). Sie enthalten campylotrope Samenanlagen (Abb. **95**g). Die Samen bilden oft einen Arillus aus. Eßbar sind die Arillen bei *Blighia sapida* (Akee) (Abb. **95**e), *Litchi chinensis* (Litchi) (Abb. **95**f) und *Nephelium lappaceum* (Rambutan). Bei *Dodonaea* zeigt sich parallel zu den *Aceraceae* eine Tendenz zur Windblütigkeit mit Apetalie, Diözie und im einzelnen ähnlichem Blütenbau.

Die Gattung *Aesculus* (Roßkastanie) wird gelegentlich als eigene Familie **Hippocastanaceae** von den *Sapindaceae* abgetrennt (Abb. **95**h).

Die **Aceraceae** (Ahorngewächse) sind durch ihre meist 2zähligen, geflügelten Spaltfrüchte ausgezeichnet (Abb. **95**k–m). Eine Entwicklungstendenz zur Windblütigkeit führt beim amerikanischen Eschenahorn *(Acer negundo)* zur Diözie und schlaffen, hängenden Blütenständen. Sie sind nahe mit den *Sapindaceae* verwandt.

Den *Sapindaceae* ebenfalls nahe stehen die **Sabiaceae.** Sie unterscheiden sich von diesen durch die kleinen Blüten mit nur 2–5 Stamina.

Die afrikanischen **Melianthaceae** (Honigblumengewächse) zeichnen sich aus durch große, vogelbestäubte Blüten in reichblütigen Blütenständen. Sie produzieren große Mengen von Nektar, der bei *Melianthus* schwarz ist und in einem kurzen, dicken, durchscheinenden Sporn sichtbar geborgen wird (Abb. **95**i). *Melianthus major* wird in milden, feuchten Gebieten Europas als Zierpflanze kultiviert.

Literatur

Anderson, W. R. 1979: Floral conservatism in neotropical *Malpighiaceae*. – Biotropica 11: 219–223.

Barrett, H. C., Rhodes, A. M. 1976: A numerical taxonomic study of affinity relationships in cultivated *Citrus* and its close relatives. – Syst. Bot. 1: 105–136.

Biesboer, D. D. 1975: Pollen morphology of the *Aceraceae*. – Grana 15: 19–27.

De Jong, P. C. 1976: Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. – Mede. Landbouwhogeschool Wageningen 76: 1–201.

Leinfellner, W. 1972: Zur Morphologie des Gynözeums der Polygalaceen. – Oesterr. Bot. Z. 10: 51–76.

Muller, J., Leenhouts, P. W. 1976: A general survey of pollen types in *Sapindaceae* in relation to taxonomy. – In: Ferguson, I. K., Muller, J. (eds.): The evolutionary significance of the exine. – Linn. Soc. Symp. Ser. 1: 407–445.

Pennington, T. D., Styles, B. T. 1975: A generic monograph of the *Meliaceae*. – Blumea 22: 419–540.

Styles, B. T., Khosla, P. K. 1976: Cytology and reproductive biology of *Meliaceae*. – In: Burley, J., Styles, B. T. (eds.): Tropical trees. Variation, breeding and conservation. – Linn. Soc. Symp. Ser. 2: 61–67. – Academic Press, London.

Verkerke, W., Bouman, F. 1980: Ovule ontogeny and its relation to seed-coat structure in some species of *Polygala (Polygalaceae)*. – Bot. Gaz. 141: 277–282.

Vogel, St. 1974: Ölblumen und ölsammelnde Bienen. – Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 7. – F. Steiner, Wiesbaden.

Water, Th. P. M. Van de 1980: A taxonomic revision of the genus *Sabia (Sabiaceae)*. – Blumea 26: 1–64.

Ordnung Juglandales

Die einzige Familie, **Juglandaceae** (Walnußgewächse), besteht aus windblütigen Bäumen mit fast immer eingeschlechtigen, geschlechtsdimorphen Blütenständen, wobei die männlichen stets reichblütige Kätzchen darstellen (Abb. **95**n). Unpaarig gefiederte Blätter und reicher Gerbstoffgehalt der Organe sind charakteristisch. Die weiblichen Blüten enthalten 2 Karpelle, aber nur eine grundständige, orthotrope, unitegmische, crassinucellate Samenanlage. Durchaus kommen Schließfrüchte vor mit zumindest innen holziger Schale (Abb. **95**o), in verschiedenen Gattungen Flügelfrüchte (Abb. **95**p, q). Eigentümlicherweise sind die größten Früchte bei Gattungen mit gemäßigter Verbreitung zu finden, während einige tropische Gattungen kleinerfrüchtig sind. Die Früchte und das Holz werden von *Juglans*-Arten (Walnuß) und *Carya*-Arten (Hickory, Pecan) genutzt. Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen möglicherweise zu den *Anacardiaceae (Pistacia)*, wo gewisse parallele Evolutionstendenzen vorkommen.

Literatur

Manning, W. E. 1978: The classification within the *Juglandaceae*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 1058–1087.

Stone, D. E. 1973: Patterns in the evolution of amentiferous fruits. – Brittonia 25: 371–384.

Stone, D. E., Broome, C. R. 1975: *Juglandaceae* A. Rich. ex Kunth. – In: Nilsson, S. (ed.): World pollen and spore flora 4. – Almqvist & Wiksell, Stockholm.

Ordnung Myricales

Auch die *Myricales* werden von einer einzigen Familie, den **Myricaceae** (Gagelstrauchgewächsen), gebildet. In vielem, besonders im Bau der weiblichen Blüten und in der Fruchtdifferenzierung gleichen sie den *Juglandales* (Abb. **95**r, s). Im Unterschied zu diesen sind die Blätter jedoch einfach oder höchstens fiederspaltig. Ob die Ähnlichkeiten zwischen den beiden Ordnungen nahe Verwandtschaft widerspiegeln oder nur auf Konvergenz beruhen, ist noch nicht abgeklärt.

Myrica gale (Gagelstrauch) kommt im atlantischen Europa vor. Die übrigen Vertreter sind mehrheitlich subtropisch oder tropisch verbreitet.

Literatur

MacDonald, A. D. 1980: Organogenesis of the female reproductive structure of *Myrica pensylvanica.* – Canad. J. Bot. 58: 2001–2006.

Ordnung Celastrales

Die *Celastrales* lassen sich an die *Sapindales* anschließen. Sie unterscheiden sich von ihnen durch einfache Laubblätter und kleinere, einfachere, haplostemone Blüten mit episepalen Staubblättern. Das Gynoecium ist oft 3zählig. Meist kommt ein ausgeprägter Discus vor. Neue Untersuchungen der Pollenstruktur weisen darauf hin, daß die Ordnung in 2 Hauptgruppen zerfällt: 1. *Celastraceae* und *Hippocrateaceae,* 2. *Aquifoliaceae* und *Icacinaceae.* Die Samenanlagen sind häufiger hängend als aufsteigend.

Die artenreichste Familie der Ordnung, die **Celastraceae,** sind fast nur in tropischen und subtropischen Gebieten verbreitet. Die Blüten zeigen einen oft markanten Discus zwischen Androecium und Gynoecium (Abb. **97**a). Neben Schließfrüchten kommen öfter Kapseln vor mit großen, auffällig gefärbten Arillen. In Mitteleuropa ist nur die Gattung *Evonymus* (Spindelbaum, Pfaffenhütchen) mit wenigen Arten vertreten.

Bei den **Hippocrateaceae,** tropischen und subtropischen Lianen, ist neben dem Gynoecium gewöhnlich auch das Androecium 3zählig, bei 5zähligem Kelch und 5zähliger Krone. Der Discus liegt zwischen Krone und Androecium.

Die **Icacinaceae,** eine ziemlich gattungs- und artenreiche tropische Familie, umfassen neben Bäumen und Sträuchern auch zahlreiche Lianen. Im Unterschied zu den übrigen Familien der Ordnung haben die Ovarien fast immer nur 1 Fach (durch Reduktion von 2 der 3 Karpelle) mit 2 hängenden, unitegmischen Samenanlagen. Meist fehlt ihnen ein Discus. Petaleninnenseite und Filamente sind oft mit Haarbüscheln besetzt (Abb. **97**b). Es besteht eine Tendenz zur Sympetalie.

Die **Aquifoliaceae** (Stechpalmengewächse), ein ebenfalls vorwiegend tropisch-subtropischer Verwandtschaftskreis, sind ausgezeichnet durch vielfach eingeschlechtige Blüten, oft leichte Sympetalie und je Karpell 1–2 hängende, unitegmische Samenanlagen (Abb. **97**c, d). Ein deutlicher Discus fehlt. Das Gynoecium entwickelt sich zu einer Steinfrucht. Der einzige auch in Mitteleuropa vorkommende Vertreter der Familie ist *Ilex aquifolium* (Stechpalme).

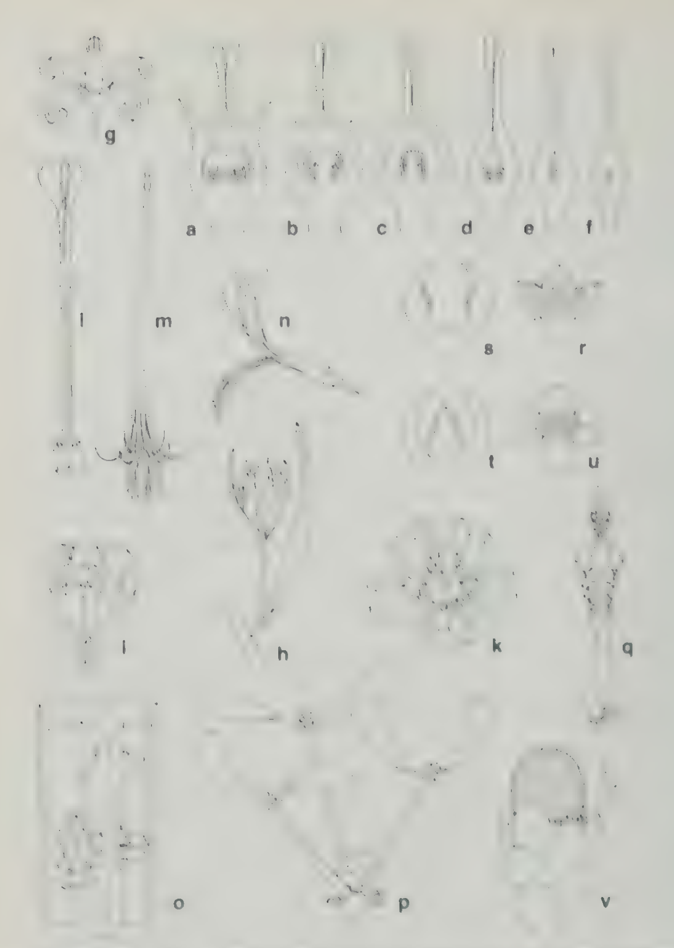


Abb. 96 *Santalales*. – **a–f)** Reduktionstendenz im Gynoecium innerhalb der *Santalales*. a Hypothetische Ausgangsform. b. *Osyris*, *Santalum*, *Misodendrum*. c. *Arceuthobium*, *Helosis*. d, e. *Scurrula*. f. *Balanophora*. **g)** *Aptandra tubicina*, Blüte. **h)** *Thesium pyrenaicum*, Teilblütenstand. **i)** *Th. squarrosum*, Blüte, längsgeschnitten. **k)** *Choretrum glomeratum*, Blüte. **l)** *Moquiniella rubra*, Gynoecium längs, Embryosack durch den Griffel gewachsen. **m)** [illegible] **n)** [illegible] **o)** [illegible] **p)** [illegible] **q)** [illegible] **r)** [illegible] **s)** [illegible] **t)** [illegible] **u)** [illegible] **v)** [illegible] g nach Pilger, k nach Hieronymus, l nach Johri u. Raj, m nach Hooker, n, r nach Engler, p nach Engler u. Krause, q nach Kuijt, s, t nach Kuijt et al., u nach Hansen).

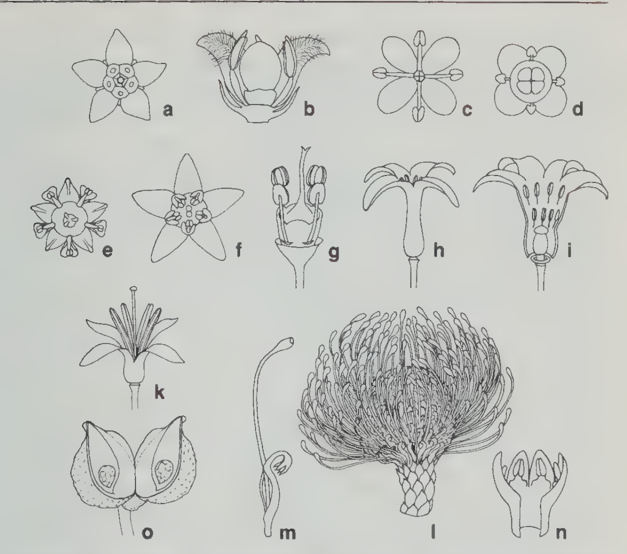


Abb. 97 *Celastrales, Rhamnales, Thymelaeales, Proteales.* – **a)** *Evonymus latifolius*, Blüte. **b)** *Emmotum nitens*, Blüte, Längsschnitt, **c–d)** *Ilex aquifolium*. c. Männliche Blüte. d. Weibliche Blüte. **e)** *Paliurus spina-christi*, Blüte. **f)** *Rhamnus frangula*, Blüte. **g)** *Cissus orondo*, Blüte. **h–i)** *Daphne pontica*. h. Blüte. i. Perianth-Staubblatt-Röhre aufgeschlitzt und ausgebreitet. **k)** *Persoonia oxycoccoides*, Blüte. **l–n)** *Leucospermum ellipticum*. l. Blütenstand. m. Blüte von der Seite. n. Perianthspitze mit Antheren, von innen. **o)** *Hakea acicularis*, offene Frucht. (b nach Sleumer, d nach Loesener, g nach Suessenguth).

Die **Buxaceae** (Buchsbaumgewächse) sind extratropisch verbreitete Holzgewächse und Stauden. Sie haben eingeschlechtige Blüten ohne Krone und ohne Discus. Die Früchte sind loculicide, gefächerte Kapseln oder Steinfrüchte. Ihre systematische Stellung ist unsicher.

Literatur

Baas, P. 1973: The wood anatomical range in *Ilex (Aquifoliaceae)* and its ecological and phylogenetic significance. – Blumea 21: 193–258. – 1975: Vegetative anatomy and the affinities of *Aquifoliaceae*, *Sphenostemon*, *Phelline*, and *Oncotheca*. – Blumea 22: 311–407.

Brüning, R., Wagner, H. 1978: Übersicht über die Celastraceeninhaltsstoffe: Chemie, Chemotaxonomie, Biosynthese, Pharmakologie. – Phytochemistry 17: 1821–1858.

Lobreau-Callen, D. 1977: Nouvelle interprétation de l'ordre des *Celastrales* à l'aide de la palynologie. – C. r. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 284: 915–918.

– 1980: Caractères comparés du pollen des *Icacinaceae* et des *Olacaceae*. – Adansonia, Sér. 2, 20: 29–89.

Ordnung Rhamnales

Im Unterschied zu den ähnlichen *Celastrales* stehen bei den *Rhamnales* die Stamina epipetal; die Samenanlagen sind aufsteigend. Die *Rhamnales* und *Celastrales* können als Parallelgruppen aufgefaßt werden, die sich beide von *Sapindales*-artigen ableiten lassen.

Die **Rhamnaceae** (Kreuzdorngewächse) sind meist Bäume oder Sträucher von tropisch-subtropischer Verbreitung. In Mitteleuropa kommen nur einige Arten von *Rhamnus* (Kreuzdorn) vor. Die Laubblätter sind einfach. Öfter ist ein Blütenbecher entwickelt. Die Petalen treten meist hinter dem Kelch an Größe zurück (Abb. **97**e, f). Der Discus liegt oft ringwallartig zwischen Androecium und Gynoecium. Die Ovarstellung wechselt zwischen ober- und unterständig. Fruchtformen sind vielfältig. Arten der Gattung *Zizyphus* haben eßbare Früchte (Jujuben).

Bei den **Vitaceae** (Weinrebengewächsen), meist holzigen Kletterpflanzen der Tropen, kommen im Gegensatz zu den *Rhamnaceae* meist geteilte Laubblätter vor. Die Kronblätter sind größer als die Kelchblätter und bilden die Knospenhülle. Vielfach lösen sie sich bei der Anthese basal los und werden als Haube abgehoben (Abb. **97**g). Das Ovar ist immer oberständig und differenziert sich zu einer Beere. Die Weinrebe *(Vitis vinifera)* ist eine alte eurasiatische Kulturpflanze.

Literatur

Behnke, H.-D. 1974: P- und S-Typ Siebelementplastiden bei *Rhamnales*. – Beitr. Biol. Pfl. 50: 457–464.

Considine, J. A., Knox, R. B. 1979: Development and histochemistry of the pistil of the grape, *Vitis vinifera*. – Ann. Bot. 43: 11–23.

Nair, N. C. 1972: Floral morphology and embryology of *Cissus trilobata* Lamk. with a discussion on its systematic position and trends of specialization of the ovules in the *Vitaceae*. – Biology Land Plants, Meerut, 120–127.

Ordnung Santalales

Die *Santalales* sind zu einem großen Teil Parasiten, die meisten davon Halbparasiten, die *Balanophoraceae* Vollparasiten. Bemerkenswert erscheint eine Reduktionstendenz im Bau des Gynoeciums und der Samenanlagen von den noch „normalen" *Olacaceae* über die *Santalaceae*, *Loranthaceae* und *Viscaceae* zu den *Balanophoraceae* mit ungewöhnlicher Vereinfachung (Abb. **96**a–f). Spezialbildungen gibt es auch im Androecium, besonders bei den *Viscaceae* und *Balanophoraceae*. Im Perianth sind die Kelchblätter klein, oft stark reduziert, die Kronblätter dagegen derb und klappig als Hüllorgane ausgebildet. Gelegentlich vermutete verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Celastrales* erscheinen unsicher.

Die tropischen **Olacaceae** zeigen innerhalb der Ordnung noch den normalsten Blütenbau (Abb. **96**g). In einigen Gattungen ist das meist noch oberständige Ovar auch noch gefächert, und die Samenanlagen bilden noch ein oder zwei Integumente aus. Schon hier treten Wurzelparasiten auf.

Bei den wurzelparasitischen **Santalaceae** (Sandelholzgewächsen) ist das Ovar nur noch einfächrig und meist unterständig. Die nur wenig differenzierten, integumentlosen Samenanlagen sitzen zu meist 1–3 an einer freien, basalen Säule (Abb. **96**b, i). Die einfache Blütenhülle zeigt eine klappige Knospenlage (Abb. **96**k). Die Stamina sitzen vor den Tepalen. In Mitteleuropa kommt nur die Gattung *Thesium* (Leinblatt) (Abb. **96**n) vor, im Mittelmeergebiet auch *Osyris*.

Bei den **Loranthaceae** werden die Samenanlagen überhaupt nicht mehr ausgegliedert. Embryosäcke differenzieren sich im Ovarboden (Abb. **96**d, e). Äußerst eigenartig ist, daß die Embryosäcke vielfach schlauchartig den Griffel hinauf bis zur Narbe wachsen und dort wieder umkehren können (Abb. **96**l): sie werden somit mehrere Millimeter lang. Andererseits ist die Blütenhülle stärker differenziert als bei den *Santalaceae*. Neben den innern, oft langen, farbigen „Kronblättern" kommt ein sehr reduzierter Kelch („Calyculus") vor (Abb. **96**m, n). Die Blüten sind zwittrig. Vögel spielen sowohl als Bestäuber wie auch als Verbreiter der Samen, die in sehr klebrigen Früchten heranreifen, eine Rolle. Die *Loranthaceae* parasitieren meist auf Baumästen. Aus der mehrheitlich tropischen Familie kommt in Mitteleuropa nur eine *Loranthus*-Art vor.

Die **Viscaceae** (Mistelgewächse) unterscheiden sich von den *Loranthaceae* durch das Fehlen eines Kelches und eingeschlechtige, kleine, unscheinbare Blüten (Abb. **96**q). Ungewöhnlich differenziert sind die polysporangiaten Antheren bei *Viscum,* die entweder auf der Innenseite der Tepalen sitzen oder im Blütenzentrum einen kompakten Körper bilden (Abb. **96**r–t). Nur wenige Zentimeter Größe erreichen die Pflänzchen von *Viscum minimum* (Abb. **96**o). In der Gattung *Arceuthobium* kommen gar die allerkleinsten Dikotylen vor, die nur wenige Millimeter (!) lang werden. Einige Vertreter haben explosive Beeren, aus denen die klebrigen Samen mehrere Meter weit ausgeschleudert werden können. Bemerkenswert ist auch das häufige Vorkommen von kryptischer Mimikry, vor allem in Australien, aber teils auch anderwärts. Die meist wirtsspezifischen Parasiten zeigen äußerlich ähnliches Aussehen wie die Zweige ihrer Wirtsbäume. Da solche *Viscaceae* in Australien von Beuteltieren bevorzugt gefressen werden, bietet die Mimikry einen gewissen Schutz. In Mitteleuropa kommt nur die Mistel *(Viscum album)* vor (Abb. **96**p).

Die **Balanophoraceae** sind fleischige, chlorophyllose Wurzelparasiten von tropischer Verbreitung. In der Gattung *Balanophora* sind die

weiblichen Blüten extrem reduziert zu Gebilden, die aussehen wie Moosarchegonien, d. h., es wird gar keine Ovarhöhle mehr ausgebildet (Abb. **96**f). Der einzige Embryosack differenziert sich im „Bauchteil". Interessanterweise führt der Embryosack noch ein ähnliches u-förmiges Krümmungswachstum aus wie bei den *Loranthaceae*. Dies untermauert die Verwandtschaft mit den übrigen *Santalales*. Ferner bestehen teilweise Parallelen im merkwürdigen Bau des Androeciums zu gewissen *Viscum*-Arten (ein zentraler, kompakter Körper je Blüte mit zahlreichen Pollensäcken, Abb. **96**t, u). Die weiblichen Blüten sitzen zu Tausenden eng gedrängt in kolbigen Blütenständen, die größeren männlichen werden in geringerer Zahl ausgebildet (Abb. **96**v).

Literatur

Barlow, B. A., Wiens, D. 1971: The cytogeography of the Loranthaceous mistletoes. – Taxon 20: 291–312.

Barlow, B. A., Wiens, D. 1977: Host-parasite resemblance in Australian mistletoes: the case for cryptic mimikry. – Evolution 31: 69–84.

Bernhardt, P. et al. 1980: Floral biology and self-incompatibility in some Australian mistletoes of the genus *Amyema (Loranthaceae)*. – Austral. J. Bot. 28: 437–451.

Hansen, B. 1972: The genus *Balanophora* J. R. & G. Forster. A taxonomic monograph. – Dansk Bot. Arkiv 28, 1: 1–188.

Hansen, B., Engell, K. 1978: Inflorescences in *Balanophoroideae, Lophophytoideae* and *Scybalioideae (Balanophoraceae)*. – Bot. Tidskr. 72: 177–187.

Hawksworth, F. G., Wiens, D. 1972: Biology and classification of dwarf mistletoes *(Arceuthobium)*. – U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C.

Johri, B. M., Bhatnagar, S. P. 1972: *Loranthaceae*. – Botanical Monograph No. 8. – Council of Scientific and Industrial Research, New Delhi.

Lobreau-Callen, D. 1980: Caractères comparés du pollen des *Icacinaceae* et des *Olacaceae*. – Adansonia, Sér. 2, 20: 29–89.

Werth, Ch. R. et al. 1979: Root parasitism in *Schoepfia* Schreb. *(Olacaceae)*. – Biotropica 11: 140–143.

Ordnung Thymelaeales

Bei den *Thymelaeales* zeigen die Blüten eine ± lange Perianthröhre: bei den *Dichapetalaceae* die Petalen, bei den *Thymelaeaceae* vielleicht die Sepalen, die *Elaeagnaceae* haben dagegen eine einfache Blütenhülle. Das Ovar ist oberständig. Meist werden Schließfrüchte ausgebildet. Es erscheint sehr unsicher, ob die 3 Familien wirklich zusammengehören. Auch der systematische Anschluß ist ungewiß. Neuerdings werden aus chemischen Gründen die *Malvales* in Betracht gezogen. Die *Dichapetalaceae* zeigen auch Beziehungen zu den *Euphorbiaceae*.

Die **Dichapetalaceae**, eine rein tropische Familie von Holzgewächsen, haben 2–3 Karpelle mit je 2 (tenuinucellaten) Samenanlagen.

Die gattungsreichen **Thymelaeaceae** weisen meist pseudomonomere Gynoecien mit nur 1 (crassinucellaten) Samenanlage auf (Abb. **97**h, i).

Daphne mezereum (Gewöhnlicher Seidelbast) kommt in europäischen Laubwäldern vor.

Die **Elaeagnaceae** (Ölweidengewächse) haben nur ein einziges Karpell je Blüte. Es entwickelt sich zu einer harten Schließfrucht. Gleichzeitig wird die umgebende Blütenröhre fleischig. Insgesamt entsteht dadurch ein steinfruchtartiges Gebilde. Die Familie ist ferner leicht kenntlich an den Schuppenhaaren auf allen Organen. In Mitteleuropa kommt *Hippophae rhamnoides* (Sanddorn) wild vor.

Literatur

Breteler, F. J. 1979: The African *Dichapetalaceae* V. A. taxonomical revision. – Mede. Landbouwhogeschool Wageningen 79–16.

Bunninger, L. 1972: Untersuchungen über die morphologische Natur des Hypanthiums bei *Myrtales*- und *Thymelaeales*-Familien. II. *Myrtaceae*. III. Vergleich mit den *Thymelaeaceae*. – Beitr. Biol. Pfl. 48: 79–156.

Punt, W. 1975: Pollen morphology of the *Dichapetalaceae* with special reference to evolutionary trends and mutual relationships of pollen types. – Rev. Palaeobot. Palynol. 19: 1–97.

Rao, V. S. 1974: The nature of the perianth in *Elaeagnus* on the basis of floral anatomy, with some comments on the systematic position of *Elaeagnaceae*. – J. Ind. Bot. Soc. 53: 156–161.

Tau. K. 1980: Studies in the *Thymelaeaceae* I. Germination, seedlings, fruits and seeds. – Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 38: 149–164.

Ordnung Proteales

Die **Proteaceae** sind, als einzige Familie der *Proteales,* Sträucher oder Bäume von vorwiegend südhemisphärischer Verbreitung und mit vielfältigster Entwicklung in Australien. Der Blütenbau erscheint einförmig in der Zahl und Stellung der Organe: P 4 A 4 G 1, jedoch vielfältig in ihrer speziellen Differenzierung. Meist sind die Stamina mit den Tepalen verwachsen (Abb. **97**n). Charakteristisch ist die sekundäre Pollenpräsentation auf dem verdickten Griffelkopf der fast immer zygomorphen und meist zu dichten, reichblütigen Infloreszenzen vereinigten Blüten (Abb. **97**l). Die postgenital verzahnten Tepalen reißen auf der abaxial-medianen Seite auf, und dort wird der zuerst oft noch bogenförmig gespannte Griffel frei, bis er auch aus dem noch geschlossenen Ende der Blütenknospe austritt (Abb. **97**m). Gewöhnlich wird reichlich Nektar abgesondert. Wichtige Bestäuber sind Vögel, daneben vielfach auch kleine Säuger: in Australien Beuteltiere, in Südafrika Nager. Weniger spezialisierte Gattungen, wie etwa *Persoonia* (kleine, gelbe, radiärsymmetrische, einzelnstehende Blüten mit freien Stamina und primärer Pollenpräsentation) sind insektenblütig (Abb. **97**k). Fruchtbiologisch zeigt sich eine Adaptation ans Feuer dieser oft in Trockenwäldern vorkommenden Pflanzen. Die Fruchtwand ist vielfach sehr dick und holzig. Die Samen werden zumindest teilweise erst nach Feuereinwirkung entlassen. Die Pflanzen können sich nach

einem Brand auch vegetativ gut verjüngen. Die *Proteales* bilden eine isolierte Ordnung von noch unsicherer systematischer Stellung.

Literatur

Johnson, L. A. S., Briggs, B. G. 1975: On the *Proteaceae* – The evolution and classification of a southern family. – Bot. J. Linn. Soc. 70: 83–182.

Rourke, J., Wiens, D. 1977: Convergent floral evolution in South African and Australian *Proteaceae* and its probable bearing on pollination by nonflying mammals. – Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 1–17.

Venkata, Rao, C. 1971: *Proteaceae*. – Botanical Monograph No. 6. – Council of Sientific and Industrial Research, New Delhi.

Ordnung Caryophyllales (Centrospermae)

Die *Caryophyllales* bilden einen vorwiegend krautigen Verwandtschaftskreis mit Sukkulenten in verschiedenen Familien. Der Name *Centrospermae* deutet auf ein weitverbreitetes Merkmal hin, die „zentrale" Plazentation. Dabei sitzt eine einzige Samenanlage am Grunde der Ovarhöhle oder aber bei einem ontogenetisch primär normal gefächerten Gynoecium degenerieren die Scheidewände, so daß dann eine (ontogenetisch sekundäre!) „freie Zentralplazenta" entsteht, wobei die Samen in größerer Zahl an einer zentralen, sich vom Ovarboden erhebenden Säule sitzen. Die Samenanlagen sind campylotrop, crassinucellat, bitegmisch, wobei das innere Integument das äußere überragt (Abb. **98**o). Anstelle eines Endosperms kommt ein Perisperm vor. Der Pollen ist vielfach 3-colpat und fein bestachelt, mit mehrfach paralleler Tendenz zu polyporaten Formen, die in einigen Familien überwiegen. Häufig tritt anomales sekundäres Dickenwachstum auf. Weit verbreitet sind eigenartige gelbe und rote Farbstoffe, Betalaine, welche die sonst üblichen Anthocyane ersetzen. Die Siebröhrenplastiden vom P-Typ enthalten neben dem Proteinkristalloid meist eigentümliche ringförmige Proteinfilamente. Diese Farbstoffe und Siebröhrenplastiden sind exklusive Merkmale der Centrospermen. Über systematische Beziehungen zu anderen Ordnungen bestehen Kontroversen. Ähnlichkeiten mit *Magnoliales (Illiciaceae)* haben sich als nur oberflächlich erwiesen. Weitergehende Übereinstimmungen scheinen vor allem im Blütenbau mit *Geraniales* und *Sapindales (Gyrostemon, Rhabdodendron)* zu bestehen. Doch ist die Frage eines verwandtschaftlichen Anschlusses noch ungeklärt. Um ihre systematische Isolation zu betonen, werden die *Caryophyllales* oft auch in eine eigene Unterklasse *Caryophyllidae* gestellt.

Die **Caryophyllaceae** (Nelkengewächse) umfassen vorwiegend Kräuter und Sträucher mit Hauptverbreitung in der gemäßigten Nordhemisphäre. Charakteristisch ist die bereits erwähnte, durch Degeneration

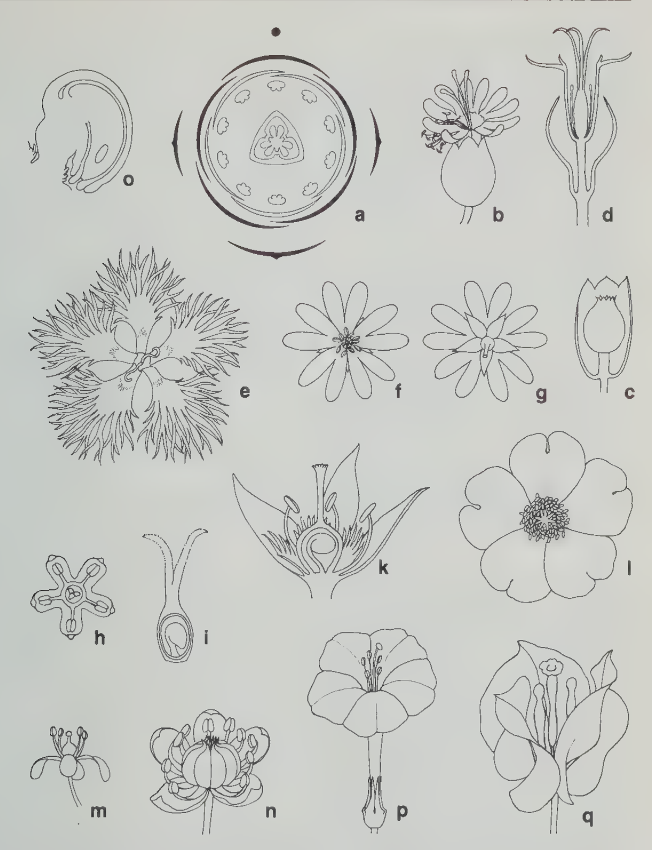


Abb. 98 *Caryophyllales.* – **a–c)** *Silene vulgaris.* a. Blütendiagramm. b. Blüte. c. Frucht, Kelch vorn entfernt. **d)** *S. vallesia,* weibliche Blüte, Längsschnitt. **e)** *Dianthus superbus,* Blüte. **f–g)** *Stellaria holostea.* f. Blüte von oben. g. Blüte von unten. **h)** *Beta vulgaris,* Blüte. **i)** *Chenopodium capitatum,* Gynoecium, Ovar eröffnet. **k)** *Achyranthes aspera, Blütenlängsschnitt.* **l)** *Portulaca grandiflora,* Blüte. **m)** *Rivina humilis,* Blüte. **n)** *Phytolacca americana,* Blüte. **o)** *Ph. acinosa,* Samenanlage, längs. **p)** *Mirabilis jalapa,* Blüte. **q)** *Bougainvillea spectabilis.* (a, o nach Eckardt, b–d nach Meusel u. Mühlberg, i nach Ulbrich, k nach Schinz, n nach Friedrich).

der Septen während der Ontogenese in späteren Stadien „freie Zentralplazenta“ (Abb. **55**a, 98a) oder dann Reduktion auf eine grundständige Samenanlage (Abb. **61**a). Die meist 5kreisigen und 5zähligen Blüten enthalten vielfach ein nur 3- oder 2zähliges Gynoecium. Die

Griffel sind gewöhnlich frei (Abb. **98**b, d), das Ovar dagegen ist synkarp und entwickelt sich zu einer Kapsel oder Nuß. Nektarien sitzen an den Filamentbasen. Die Petalen sind öfter 2lappig oder stärker geteilt (Abb. **98**b, e–g). Im Gegensatz zu fast allen anderen Centrospermen sind die roten Farbstoffe hier Anthocyane.

Die **Silenoideae** (z. B. *Silene:* Leimkraut, *Dianthus:* Nelke) haben einen verwachsenen Kelch und vielfach Stieltellerblüten (Abb. **98**b–e). Dabei sind die Petalen genagelt und bilden oft Flügelleisten am Nagel oder paarige Schuppen am Übergang zur Platte aus (Abb. **98**d). Ferner besteht eine Tendenz zur Differenzierung eines kurzen, stielartigen Abschnittes zwischen Kelch und Krone (Anthophor) (Abb. **98**c, d). Meist kommen Kapselfrüchte vor (Abb. **98**c). Bei den **Alsinoideae** (z. B. *Stellaria:* Sternmiere, *Scleranthus:* Knäuel) sind dagegen die Kelchblätter frei (Abb. **98**f, g). Neben vielsamigen Kapseln treten auch einsamige Schließfrüchte auf. Bei den **Paronychioideae** (z. B. *Herniaria:* Bruchkraut) fehlen vielfach die Petalen. Schließfrüchte herrschen vor. Dafür weisen sie als einzige Unterfamilie Stipeln auf.

Die **Chenopodiaceae** (Gänsefußgewächse) haben wie die *Paronychioideae* ein einfaches Perianth, nur einen Staubblattkreis und ein einfächriges, einsamiges Ovar aus meist 2 Karpellen (Abb. **98**h, i). Die sehr kleinen Blüten stehen oft in überaus reichen, hochkomplexen Blütenständen. In der Fruchtdifferenzierung herrscht eine große Vielfalt, indem öfter auch Tepalen und Brakteen miteinbezogen werden. Stipeln fehlen. Die Familie enthält relativ viele Ruderal- und Salzpflanzen, einige sind sukkulent. In der Vegetation von Wüstengebieten treten *Chenopodiaceae* vielfach hervor. Als Kulturpflanze ist besonders *Beta vulgaris* (Zuckerrübe, Runkelrübe) nennenswert.

Auch die **Amaranthaceae** (Fuchsschwanzgewächse) zeigen ähnliche Reduktionstendenzen wie die *Chenopodiaceae.* Im Unterschied zu diesen kommen trockenhäutige und oft farbige Tepalen vor. Die Stamina sind teilweise zu einer kurzen Röhre verwachsen und in den Zwischenräumen gefranst (Abb. **98**k). Gelegentlich tragen die Ovarien nicht nur eine, sondern mehrere, allerdings trotzdem immer grundständige Samenanlagen. Die Verbreitungsmechanismen sind vielfältig, teilweise fungieren ganze Blütenstandsteile als Verbreitungseinheiten. Als Zierpflanzen werden *Amaranthus caudatus* (Fuchsschwanz) und *Celosia argentea* (Hahnenkamm) gehalten.

In anderer Weise verwandt mit den *Caryophyllaceae* sind die **Portulacaceae.** Der Unterschied besteht vor allem darin, daß die äußere Blütenhülle meist aus nur zwei großen Blättern („Involucrum") besteht, die innere, kronblattartige, dagegen aus fünf. Gelegentlich kommt Polyandrie vor (Abb. **98**l). Auch ist eine Tendenz zur Sukkulenz ausgeprägt. *Portulaca oleracea* ist eine kosmopolitische Unkraut- und Gemüsepflanze.

Ebenfalls an die *Caryophyllaceae* anschließen lassen sich die auch anthocyanführenden **Molluginaceae,** eine Familie, die besonders in tropischen und subtropischen Trockengebieten vorkommt. Die Blüten sind kronblattlos, häufig jedoch treten zwei Staubblattwirtel auf.

Die Molluginaceae vermitteln andererseits zu den vorwiegend amerikanischen **Phytolaccaceae** (Kermesbeerengewächsen), die früher vor allem aufgrund ihrer gelegentlichen scheinbaren Apokarpie (Arten der Gattung *Phytolacca)* als primitivste Centrospermenfamilie aufgefaßt wurde. Die Apokarpie kommt jedoch ontogenetisch sekundär zustande und ist deshalb als Progression zu werten. Charakteristisch sind die einfache Blütenhülle, die einsamigen Karpelle, die traubigen Blütenstände (Abb. **98**n). In verschiedenen Gattungen enthalten die Blüten nur ein einziges Karpell (Abb. **98**m).

Bei den ebenfalls hauptsächlich amerikanischen **Nyctaginaceae** (Wunderblumengewächsen) herrscht die Einkarpelligkeit durchgehend. Kelchartige Hochblatthüllen und ein kronartiges, meist verwachsenes Perigon zeichnen die Familie aus. Bei der Fruchtbildung differenziert sich vielfach der untere Perigonteil unter Verholzung mit und umhüllt die dünnwandige Schließfrucht (Anthocarp). *Mirabilis jalapa* (Wunderblume, Abb. **98**p) und *Bougainvillea spectabilis* (Abb. **98**q) werden als Zierpflanzen kultiviert.

Die **Aizoaceae** (Eiskrautgewächse) stehen etwas isolierter innerhalb der Ordnung. Ihre Blüten zeigen eine Neigung zur Polyandrie mit zentrifugaler Ontogenese, wobei die äußersten Androecialorgane in großer Zahl, schmal, kronblattartig differenziert sind (Abb. **48**f, **99**a). Das Ovar wird durch einen eigentümlichen Wachstumsvorgang unterständig, indem die zuerst zentralwinkelständigen Plazenten über basal nach dorsal verlagert werden (Abb. **99**b, c). Vielfältig sind die Fruchtformen, die teilweise sehr komplizierte Kapseln mit Samentaschen darstellen (Abb. **99**d, e). Hygrochasie ist verbreitet. Die *Aizoaceae* haben sukkulente Blätter. Extreme Wuchsformen zeigen die „Lebenden Steine" *(Lithops)* und „Fensterpflanzen" *(Ophthalmophyllum)* mit äußerst elaborierten Adaptationen an das Wüstenklima durch Lichtfenster und Lichtschächte der in den Boden eingesenkten walzenförmigen Blätter und Schutz der jungen Organe durch die gegenständigen, miteinander stark verwachsenen Blätter (Abb. **99**f). Die Hauptverbreitung der Familie ist in Südafrika und Australien.

Die **Cactaceae** (Kakteen) bilden im Gegensatz zu den *Aizoaceae* eine Familie von Stammsukkulenten mit fast ausschließlich amerikanischer Verbreitung. Bis auf die primitive Gattung *Pereskia* sind die Blätter (mit Ausnahme der Kotyledonen) zu Dornen reduziert und umgebildet, welche die Stämme vor Tierfraß schützen (Abb. **99**g). Bei *Opuntia* (Feigenkaktus) sind die Stacheln sogar mit Widerhaken versehen (Glochidien). Im einzelnen haben sich sehr verschiedene Wuchsfor-

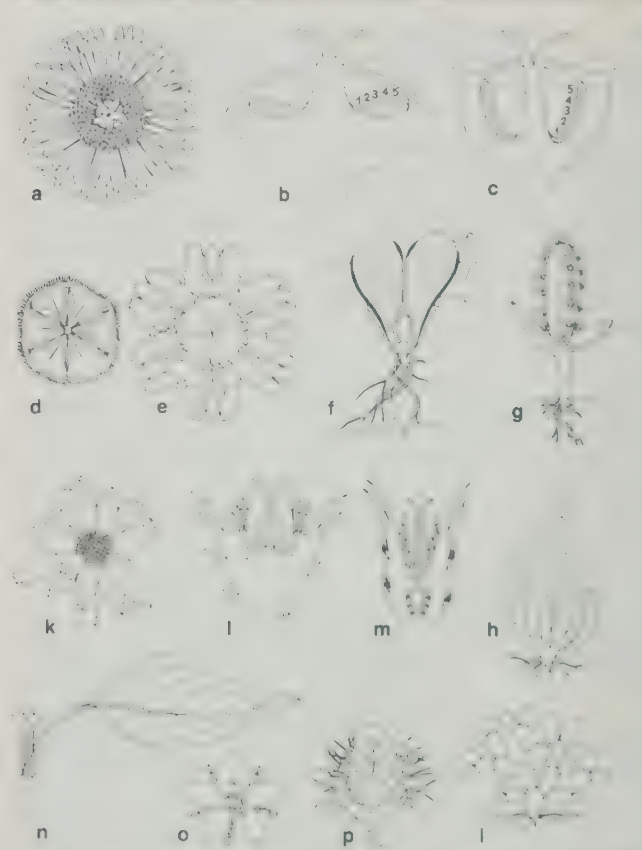


Abb. 99 *Caryophyllales, Polygonales.* – **a)** *Mesembryanthemum roseum*, Blüte. **b–c)** *Ruyschioideae*, Gynoecium-Ontogenese, „Verlagerung" der Plazenta von basal nach „dorsal". **d–e)** *Gibbaeum velutinum*, geschlossene und geöffnete Frucht. **f)** *Lithops salicola*, längshalbierte Pflanze (c: chlorophyllhaltiges Gewebe, f: Lichtfenster, l: Lichtschacht). **g)** *Hylocereus venezuelensis*, Keimpflanze. **h)** *Cactoideae*, Wuchsform. **i)** *Opuntioideae*, Wuchsform. **k)** *Pereskia grandiflora*, Blüte. **l)** *Pereskia* spec., Längsschnitt durch Blüte. **m)** Abgeleitete Cactaceen-Blüte, Längsschnitt. **n–o)** *Polygonum orientale*. n. Laubblatt mit Ochrea. o. Blüte. **p)** *Rumex obtusifolius*, Frucht. (b, c nach Buxbaum, d–i, l, m nach Rauh).

men entwickelt. Neben baumförmigen, säulenartigen Vertretern (*Cereus*, Abb. 99h) gibt es die aus flachen Sproßgliedern zusammengesetzten Opuntien (Abb. 99i), ferner kleine, kugel- (*Mamillaria*) oder scheibenförmige (*Lophophora*) oder solche mit blattartig abgeflachten

Achsen *(Epiphyllum)* mit Warzen oder Rippen, teilweise auch Epiphyten *(Rhipsalis)*. Das Ovar zeigt eine parallele Evolutionstendenz zu den *Aizoaceae* im „Vornüberversinken" der Karpelle. Diese Tendenz ist hier noch stärker ausgeprägt und die Unterständigkeit allgemein verbreitet (Abb. **99**l, m). Eigentümlich erscheint ferner das spiralige, vielzählige Perianth und die Polyandrie, die wie bei den *Aizoaceae* und *Portulacaceae* ontogenetisch zentrifugal zustandekommt (Abb. **99**k). Blütenbiologisch herrscht eine ziemlich große Mannigfaltigkeit. Viele der überwiegend roten Blüten werden von Kolibris bestäubt. Früchte sind Beeren oder Kapseln.

Literatur

Boke, N. H. 1980: Developmental morphology and anatomy in *Cactaceae*. – Bioscience 30: 605–610.

Grant, V., Grant, K. A. 1979: The pollination spectrum in the Southwestern American Cactus flora. – Plant Syst. Evol. 133: 29–37.

Haas, R. 1976: Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Früchten hochsukkulenter Mesembryanthemaceen-Gattungen. – Dissertationes Botanicae 33. – Cramer, Vaduz.

Hofmann, U. 1973: Centrospermen-Studien 6. Morphologische Untersuchungen zur Umgrenzung und Gliederung der Aizoaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 93: 247–324.

Leuenberger, B. E. 1976: Die Pollenmorphologie der *Cactaceae*. – Dissertationes Botanicae 31. – Cramer, Vaduz.

Mabry, T. J., Behnke, H.-D. (eds). 1976: Evolution of Centrospermous families. – Plant Syst. Evol. 126: 1–106.

Mabry, T. J. 1977: The order *Centrospermae*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 210–220.

Nowicke, J. W. 1975: Pollen morphology in the order *Centrospermae*. – Grana 15: 51–77.

Rauh, W. 1979: Kakteen an ihren Standorten. – Parey, Berlin

Rohweder, O. 1970: Centrospermen-Studien 4. Morphologie und Anatomie der Blüten, Früchte und Samen bei Alsinoideen und Paronychioideen s. lat. *(Caryophyllaceae)*. – Bot. Jahrb. Syst. 90: 201–271.

Rohweder, O., Huber, K. 1974: Centrospermen-Studien 7. Beobachtungen und Anmerkungen zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte einiger Nyctaginaceen. – do. 94: 327–359.

Zandonella, P. 1977: Apports de l'étude comparée des nectaires floraux à la conception phylogénétique de l'ordre des *Centrospermales*. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 105–125.

Ordnung Polygonales

Die *Polygonales* mit der einzigen Familie **Polygonaceae** (Knöterichgewächse) sind Kräuter (seltener Holzgewächse) mit überwiegender Verbreitung auf der Nordhemisphäre. Ein höchst eigentümliches Merkmal stellt die Ochrea dar, eine oft lange, stengelumfassende Blattscheide (Abb. **99**n) und ebenso die teils knotig gegliederten Sproßachsen. Die kleinen Blüten sind oft 3- oder 5zählig (Abb. **99**o). Das konstant einfächrige Gynoecium enthält eine einzige grundständige Samenanlage. Diese ist orthotrop und reicht gewöhnlich mit der Mikropyle unten in den Griffelkanal hinein. Die Frucht entwickelt sich

zu einer kantigen Nuß, an der oft auch Tepalen oder Vorblätter beteiligt sind (Abb. **99**p). Verwandtschaftliche Beziehungen dieser isolierten Gruppe bestehen am ehesten zu den *Caryophyllales*. Jedoch weichen sie gerade in einigen dort weitverbreiteten Merkmalen ab (Anthocyane, Siebröhrenplastiden vom S-Typ, Pollen 3-colporat, glatt, orthotrope Samenanlage). Als Nutzpflanzen werden *Rheum rhabarbarum* (Rhabarber) und *Fagopyrum esculentum* (Buchweizen) kultiviert.

Literatur

Galle, P. 1977: Untersuchung zur Blütenentwicklung der Polygonaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 98: 449–489.

Haraldson, K. 1978: Anatomy and taxonomy in *Polygonaceae* subfam. *Polygonoideae* Meisn. emend. Jaretzky. – Symb. Bot. Upsal. 22, 2: 1–95.

Nowicke, J. W., Skvarla, J. J. 1977: Pollen morphology and the relationship of the *Plumbaginaceae, Polygonaceae*, and *Primulaceae* to the order *Centrospermae*. – Smithsonian Contr. Bot. 37.

Weberling, F. 1970: Weitere Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dikotylen. VI. *Polygonaceae*. – Beitr. Biol. Pfl. 47: 127–140.

Ordnung Myrtales

Die *Myrtales* zeigen Beziehungen sowohl zu den *Dilleniales* als auch besonders zu den *Rosales*, mit denen sie gleichsinnige, jedoch noch weitergeführte Evolutionstendenzen gemeinsam haben. Die Blüten weisen einen stark entwickelten Blütenbecher auf, bis zur Spitze verwachsene Karpelle und meist unterständige Ovarien. Im Androeceium herrscht ebenfalls eine Tendenz zu sekundärer Polyandrie mit zentripetaler (selten zentrifugaler) Anlagefolge; die Stamina sind in der Knospenlage wie auch bei den *Rosales* vielfach einwärts gekrümmt. Heterantherie (verschiedene Antherenformen in einer Blüte) kommt zumindest teilweise vor bei *Lecythidaceae, Melastomataceae* und *Lythraceae*. Im Kelch herrscht in verschiedenen Gruppen eine Tendenz zu kappenartiger Verwachsung (einzelne *Myrtaceae, Lecythidaceae, Melastomataceae)*. Als anatomische Besonderheit treten bikollaterale Leitbündel auf.

Die **Myrtaceae** (Myrtengewächse) stellen eine große, pantropische Familie von Holzpflanzen dar, nur wenige Arten kommen in gemäßigten Gebieten vor. Australien und Amerika sind die Hauptzentren. Die zahlreichen Stamina spielen oft eine wichtige Rolle als Schauorgane (Abb. **100**b, c). Dabei können die Petalen reduziert sein. Die teils dichtblütigen Infloreszenzen bilden oft ornithophile Bürstenblumen *(Callistemon, Melaleuca)*. In manchen Gattungen sind die Stamina zu 4 oder 5 Bündeln verwachsen *(Melaleuca*, extrem bei *Calothamnus) (Abb.* **100**e). Das gefächerte Ovar entwickelt sich entweder zu einer Kapsel, Beere oder Steinfrucht (Abb. **100**d). Öldrüsen sind allgemein

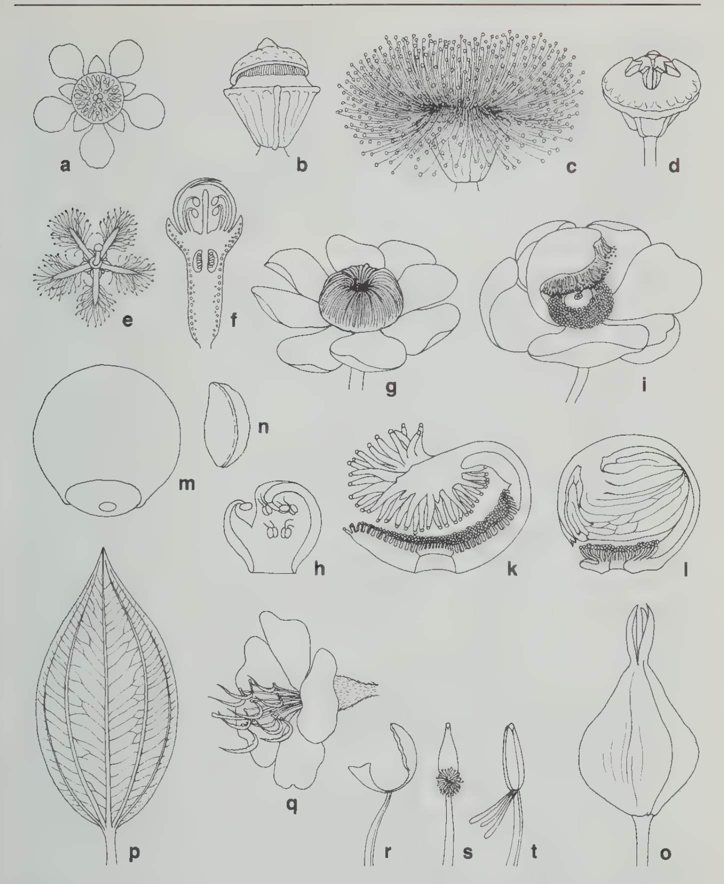


Abb. 100 *Myrtales.* – **a)** *Leptospermum* spec., Blüte. **b–d)** *Eucalyptus globulus.* b. Blütenknospe, Blütenhülle als Deckel abgehoben. c. Blüte. d. Frucht. **e)** *Melaleuca* spec., Blüte. **f)** *Syzygium aromaticum,* Längsschnitt durch Blütenknospe (= Gewürznelke!). **g)** *Gustavia superba,* Blüte. **h)** *Cariniana pauciramosa,* Androecium längs. **i–k)** *Couroupita guianensis.* i. Blüte. k. Androecium, längs. **l–n)** *Bertholletia excelsa.* l. Androecium, längs. m. Frucht. n. Same (= „Paranuss"). **o)** *Barringtonia* spec., Frucht. **p–q)** *Tibouchina semidecandra.* p. Laubblatt. q. Blüte. **r–t)** Staubblattformen von *Melastomataceae.* r. *Centradenia inaequilateralis.* s. *Pogonanthera reflexa.* t. *Triolena scorpioides.* (f nach Rauh, g nach Prance, h, k, l nach Mori et al., m, n nach Prance u. Mori, r–t nach Krasser).

verbreitet und werden genutzt bei *Eucalyptus*-Arten und bei der Gewürznelke *(Syzygium aromaticum*, Abb. **100**f). Die Gattung *Eucalyptus* ist eine der artenreichsten Gattungen der Angiospermen und spielt in den australischen Sklerophyllwäldern die wichtigste Rolle. Die Blüten der Gattung *Leptospermum* gleichen denen mancher *Rosaceae* besonders stark und deuten eventuell auf eine nähere Verwandtschaft hin (Abb. **100**a). Von verschiedenen *Myrtaceae* werden die Früchte gegessen, z. B. *Eugenia-* und *Myrciaria*-Arten, *Psidium guyava* (Guave).

Die **Lecythidaceae** (Affentopfgewächse), tropische Holzgewächse mit Hauptverbreitung in Amerika, sind gekennzeichnet durch große Blüten mit zahlreichen (bis 1000 !) verwachsenen Stamina und Staminodien und häufige Kauliflorie. Ihre Blütenhüllblätter (Kelch und Krone) sind derb und oft auffällig gefärbt. *Gustavia* hat radiärsymmetrische Blüten (Abb. **100**g). In mehreren amerikanischen Gattungen sind die Staminodien oder Futterstamina (mit sterilem Pollen!) zu einer massiven, zygomorphen Landeplattform für Insekten vereinigt (Abb. **100**i), deren Form evolutiv plastisch und kompliziert ist. Je komplexer das Androecium wird, desto mehr wird der Bestäuberkreis eingeschränkt (große Bienen: *Euglossini)*. Gleichsinnig sinkt die Zahl der Stamina, und der Androecialauswuchs mit den Futterstamina wandelt sich zu einem Nektarium um (Abb. **100**h–l). Nicht weniger eigentümlich sind die Früchte: große, holzige Deckelkapseln (Affentöpfe) mit hartschaligen Samen (Abb. **100**m, n). Die Samen der brasilianischen *Bertholletia excelsa* kommen als „Paranüsse“ in den Handel. Bei einigen Gattungen treten Schließfrüchte auf. Interessant ist *Bertholletia*, da hier der Deckel kleiner ist als die Samen und diese somit nur mit Hilfe von Tieren (Agoutis) verbreitet werden können.

Die *Lecythidaceae* werden wegen ihres zentrifugalen Androeciums und der tenuinucellaten Samenanlage heute von einigen Autoren zu den *Dilleniales* gestellt. Doch sind sie durch verschiedene besondere Merkmale mit *Myrtales*-Familien verbunden: eingekrümmte Stamina; Rudimentärstipeln; kompakte (verwachsene) Kelche *(Barringtonia/ Myrtaceae);* lange Funiculi *(Combretaceae);* Petalenverlust *(Barringtonia/Combretum/Myrtaceae);* dicke, holzige Kapseln *(Myrtaceae)* oder Schwimmfrüchte *(Barringtonia/Combretaceae)* (Abb. **100**o); syncolpate Pollen *(Myrtaceae)*. Als wichtige Gattung erweist sich dabei die paläotropische *Barringtonia*, die mit ihren radiärsymmetrischen, teils petalenlosen Blüten und verwachsenem Kelch an *Myrtaceae*, aber auch an *Combretaceae (Terminalia)* erinnert und eventuell als Verbindungsglied gesehen werden kann.

Bei den **Melastomataceae**, der artenreichsten Familie der *Myrtales*, von pantropischer, aber vorwiegend neuweltlicher Verbreitung, sind die Blüten im Gegensatz zu den (meisten) *Myrtaceae* und *Lecythida-*

ceae isomer, meist 4- bis 5zählig und 5zyklisch. Äußerst seltsam und charakteristisch differenziert erscheinen die Antheren: oft lang, gebogen, apikal poricid, gelenkig mit dem Filament verbunden und mit basalen Anhängseln versehen. Die Anhängsel sind oft auffällig gefärbt (gelb), während sich die fertilen Teile kryptisch differenzieren. Die meisten *Melastomataceae* sind reine Pollenblumen. Bei Heterantherie sind gewöhnlich die kleinen Antheren optisch auffällig, die großen dagegen nicht (Abb. **100**q–t). Nektar wird fast nie angeboten *(Blakea)*. *Mouriri* produziert Öl auf den Antheren. Das meist gefächerte Ovar entwickelt sich zu einer gewöhnlich vielsamigen Kapsel oder Beere. Vegetativ leicht kenntlich sind die *Melastomataceae* an den bogennervigen und gegenständigen Laubblättern (Abb. **100**p). Sie können systematisch an die *Myrtaceae* angeschlossen werden.

Die rein tropischen **Rhizophoraceae** gleichen im Blütendiagramm den *Melastomataceae*. Ihr Androecium ist weniger elaboriert. Gewöhnlich finden sich je Karpell nur 2 Samenanlagen. In keiner anderen Pflanzenfamilie kommen so viele Arten von Mangrovebäumen vor wie hier. Diese zeigen dann Atemwurzeln (Stelzwurzeln) (Abb. **101**a) und Viviparie (Abb. **101**b), wobei die Samen noch an der Mutterpflanze auskeimen und erst die großen, schweren Keimlinge zu Boden fallen *(Rhizophora, Bruguiera, Kandelia)*. Blütenbiologisch herrscht große Mannigfaltigkeit. Bemerkenswert ist ein Explosionsmechanismus zur Pollenapplikation an Vögel und Insekten bei *Bruguiera-* und *Ceriops-*Arten (Abb. **101**c, d).

Die **Combretaceae,** Holzpflanzen von tropisch-subtropischer Verbreitung, teils auch Mangrovebewohner, lassen sich an die *Rhizophoraceae* anschließen. Die Blüten sind etwas einfacher gebaut, die Stamina ohne Fortsätze, das Ovar nur einfächrig. Daß die meist 5–2 Samenanlagen an langen Funiculi hängen, kennzeichnet die Familie in besonderem Maße (Abb. **101**f). Überaus plastisch verhält sich die Länge und Form des Blütenbechers in wie bei den *Rhizophoraceae* sehr vielseitigen Adaptationen an verschiedene Bestäuber. Bei einigen bienenblütigen *Combretum-*Arten bildet er nur eine flache Schale, während er sich bei der schwärmerbestäubten *Quisqualis indica* zu einer fast 10 cm langen, engen Röhre differenziert (Abb. **101**e, g). Verbreitungseinheiten sind ziemlich große, einsamige Schließfrüchte mit Schwimmgewebe bei Mangrovepflanzen oder mit Flügeln bei Savannenpflanzen (Abb. **101**h).

Die **Onagraceae** (Nachtkerzengewächse), meist krautige Pflanzen, haben eine kosmopolitische Verbreitung mit Schwergewicht in Amerika. Ihre Blüten sind fast immer tetramer und vielfach pentazyklisch (Abb. **101**o). Die Kelchblätter weisen eine klappige Knospenlage auf. Meist enthält das Gynoecium zahlreiche Samenanlagen. Fortpflanzungsbiologische Besonderheiten heben die Onagraceae von den übrigen *Myrtales* ab: Der Embryosack ist nur 4kernig (Oenothera-Typ);

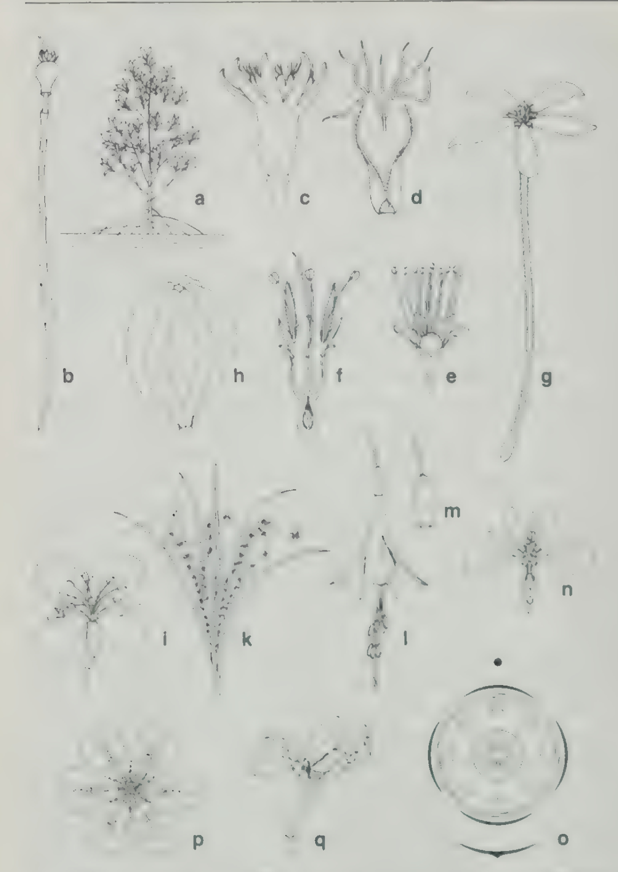


Abb. 101 *Myrtales*. – **a–b)** *Rhizophora mucronata*. a. Baum mit Stelzwurzeln. b. keimende („vivipare") Frucht. **c–d)** *Bruguiera cylindrica*. c. Blüte. d. Kronblatt von innen. **e)** *Combretum coccineum*, Blüte. **f)** *C. bracteosum*, Blütenlängsschnitt. **g)** *Quisqualis indica*, Blüte. **h)** *Combretum* spec., Frucht. **i)** *Epilobium fleischeri*, Blüte. **k)** *E. montanum*, Frucht. **l–m)** *Fuchsia magellanica*. l. Blüte. m. Frucht. **n)** *Lopezia coronata*, Blüte. **o)** Blütendiagramm von *Epilobium*, *Oenothera*, *Fuchsia*. **p)** *Lagerstroemia indica*, Blüte. **q)** *Cuphea hyssopifolia*, Blüte. (a nach Schimper, c, d nach Tomlinson et al., e, g nach Vogel, f nach Brandis, o nach Eichler).

die – nicht klebrigen – Pollenkörner werden durch „Viscin-Fäden" zusammengehalten. Das blütenbiologische Spektrum ist groß: Hauptbestäuber sind Bienen (z. B. *Epilobium*, Abb. **101**i), Vögel (Gattung *Fuchsia* mit roten Blüten in sehr langen, schmalen Blütenbechern,

Abb. **101**l), Schwärmer (z. B. *Oenothera,* Nachtkerze). *Lopezia* hat zygomorphe Blüten mit explosiver Pollenapplikation (Abb. **101**n). Auch verbreitungsbiologisch herrscht große Mannigfaltigkeit: Kapseln mit Flugsamen *(Epilobium,* Abb. **101**k), Kapseln als Windstreuer *(Lopezia, Oenothera* z. T.), geflügelte Kapseln als Bodenläufer *(Oenothera* z. T.), Klettennüsse *(Circaea,* Hexenkraut), Beeren *(Fuchsia*, Abb. **101**m), Steinfrüchte *(Gongylocarpus)*.

Sozusagen als reduzierte, oft windblütige *Onagraceae* mit meist extratropischer Verbreitung können die **Haloragaceae** betrachtet werden. Ihre Blüten sind klein, die Zahl und Stellung ihrer Organe kann noch gleich sein, wie bei den *Onagraceae,* doch kommen oft Reduktionen vor, oft auch Eingeschlechtigkeit. Jedes Karpell enthält nur 1 Samenanlage. Kosmopolitisch verhält sich die Gattung *Myriophyllum* (Tausendblatt), meist Wasserpflanzen. Spektakulär sind einige Arten der tropisch-montan verbreiteten Gattung *Gunnera* mit riesigen Blättern (bei *G. chilensis* bis 2 m lang); ferner ist die Gattung bemerkenswert durch ihre Wurzelsymbiose mit *Nostoc*-Arten.

Die **Lythraceae** (Weiderichgewächse) meist Kräuter oder Sträucher mit Hauptverbreitung im tropischen Amerika, werden wegen ihres oberständigen Ovars meist an den Anfang der *Myrtales* gestellt, stehen aber dadurch und wegen ihres (bei selten vorkommender Polyandrie) zentrifugalen Androeciums etwas isoliert. Die Zahl der Blütenorgane verhält sich recht variabel. Charakteristisch sind zerknitterte Petalen (Abb. **101**p, q). Heterostylie erscheint in mehreren Gattungen. Das teils unvollständig gefächerte, vielsamige Ovar entwickelt sich gewöhnlich zu einer Kapsel. In Mitteleuropa kommen verschiedene *Lythrum*-Arten (Weiderich) vor.

Literatur

Baas, P., Zweypfennig, R. C. V. J. 1979: Wood anatomy of the *Lythraceae.* – Acta Bot. Neerl. 28: 117–155.

Briggs, B. G., Johnson, L. A. S. 1979: Evolution in the *Myrtaceae* – evidence from inflorescence structure. – Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 102: 157–256.

Cleland, R. E. 1972: *Oenothera:* Cytogenetics and evolution. – Academic Press, London.

Exell, A. W., Stace, C. A. 1972: Patterns of distribution in the *Combretaceae.* – In: Valentine, D. H. (ed.): Taxonomy, phytogeography and evolution, 307–323. – Academic Press, London.

Eyde, R. H., Morgan, J. T. 1973: Floral structure and evolution in *Lopezieae (Onagraceae).* – Amer. J. Bot. 60: 771–787.

Johnson, L. A. S. 1976: Problems of species and genera in *Eucalyptus (Myrtaceae).* – Plant Syst. Evol. 125: 155–167.

Muller, J. 1972: Pollen morphological evidence for subdivision and affinities of *Lecythidaceae.* – Blumea 20: 350–355.

Prance, G. T., Mori, S. A. 1979: *Lecythidaceae* – Part. I. – In: Flora Neotropica, Monograph No. 21. – New York Botanical Garden, New York.

Raven, P. H 1980: A survey of reproductive biology in *Onagraceae.* – New Zealand J. Bot. 17: 575–593.

Raven, P. H., Raven, T. E. 1976: The genus *Epilobium* in Australasia: A syste-

matic and evolutionary study. – New Zealand Dept. of Scientific and Industrial Research Bull. 216.

Rye, B. L. 1979: Chromosome number variation in the *Myrtaceae* and its taxonomic implications. – Austral. J. Bot. 27: 547–573.

Schmid, R. 1980: Comparative anatomy and morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis*, and the subfamilial and tribal classification of *Myrtaceae*. – Taxon 29: 559–595.

Skvarla, J. J. et al. 1978: An ultrastructural study of viscin threads in *Onagraceae* pollen. Pollen Spores 20: 5–143.

Tomlinson, P. B. et al. 1979: Preliminary observations on floral biology in mangrove *Rhizophoraceae*. – Biotropica 11: 256–277.

Van Vliet, G. J. C. M. 1979: Wood anatomy of the *Combretaceae*. – Blumea 25: 141–223.

Whiffin, T., Tomb, A. S. 1972: The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited *Melastomataceae*. – Amer. J. Bot. 59: 411–422.

Ordnung Umbelliflorae (Apiales)

Die *Umbelliflorae* sind charakterisiert durch kleine, meist penta- oder tetramere, tetrazyklische Blüten mit reduziertem Kelch, unterständigem Ovar, einem Discus, mit Reduktionstendenz im Gynoecium bis zur Pseudomonomerie, mit nur einer funktionalen, hängenden, unitegmischen (crassi- oder tenuinucellaten) Samenanlage je Fach. Die oft reichblütigen, doldenartigen Infloreszenzen zeigen teilweise eine Tendenz zur Pseudanthienbildung. Heute wird die Ordnung gelegentlich aufgeteilt in die *Cornales (Cornaceae)* und die *Umbelliflorae* s. str. *(Araliaceae, Umbelliferae)*. Dabei werden die *Cornales* mit den *Saxifragales* (Blätter einfach, meist ohne Stipeln, ohne Sekretgänge), die *Umbelliflorae* s. str. eher mit den *Sapindales* in Verbindung gebracht (Fiederblätter, Unterblattelaborationen, Sekretgänge). Eine erst 1980 neubeschriebene Familie **Aralidiaceae** stellt jedoch wieder eine gewisse Verbindung zwischen den beiden Gruppen her.

Die **Cornaceae** (Hartriegelgewächse), Holzpflanzen, sind in Nordamerika und Ostasien am artenreichsten vertreten. Das Gynoecium besteht aus 2–4 Karpellen mit je 1 unitegmischen, crassinucellaten Samenanlage und entwickelt sich zu einer Steinfrucht oder Beere (Abb. **102**h). Die schirmartigen, cymösen Blütenstände werden bei einigen Arten von farbigen Hochblättern umgeben, wodurch ein Pseudanthium entsteht *(Cornus mas, C. canadensis*, Abb. **102**g).

Die **Araliaceae** sind vorwiegend tropisch verbreitete Holzpflanzen mit besonderem Formenreichtum in Malesien, Polynesien und in Australien. Die Blüten sind meist 4- oder 5zählig, doch kann die Karpellzahl auch stark vermehrt (ca. 100 bei *Tupidanthus)* oder vermindert sein (häufig auf 2, selten auf 1, z. B. bei *Eremopanax)*. Meist kommen Beeren oder Steinfrüchte vor. Die Infloreszenzen sind vielfältig, oft überaus reichblütig, meist zusammengesetzte Ähren, Dolden oder Köpfchen (Abb. **102**f). Große, gelappte oder gefiederte Blätter über-

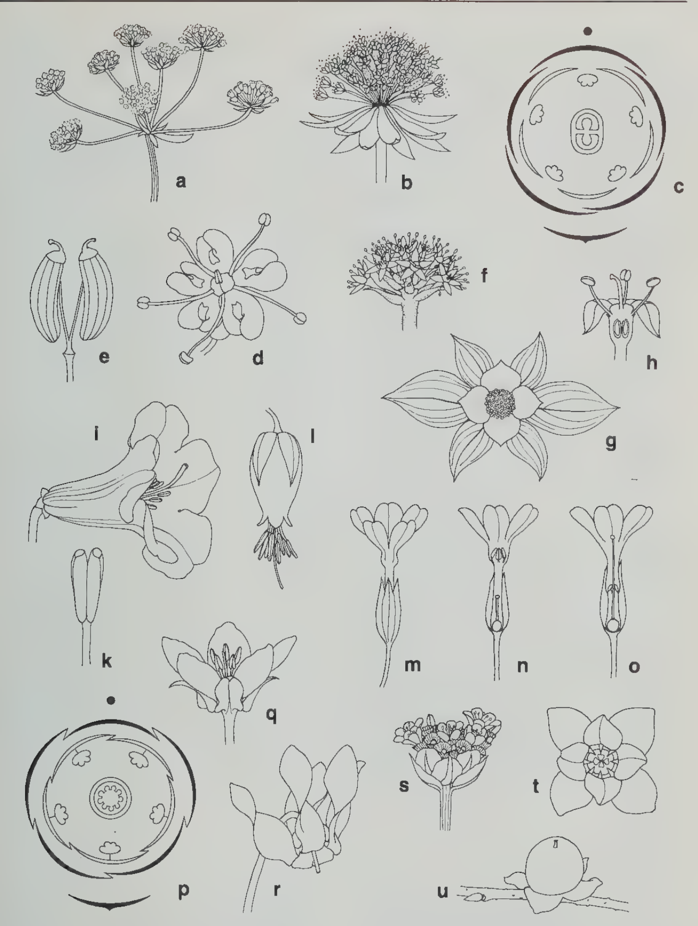


Abb. 102 *Umbelliflorae, Ericales, Primulales, Plumbaginales, Ebenales.* **a)** *Bupleurum falcatum*, Blütenstand. **b)** *Astrantia major*, Blütenstand. **c)** *Eryngium maritimum*, Blütendiagramm. **d–e)** *Ammi majus.* d. Blüte. e. Frucht. **f)** *Tetrapanax papyrifera*, Teilblütenstand. **g)** *Cornus suecica*, Blütenstand (Pseudanthium). **h)** *C. mas*, Blütenlängsschnitt. **i–k)** *Rhododendron forrestii.* i. Blüte. k. Poricide Anthere. **l)** *Erica herbacea*, Blüte. **m–o)** *Primula elatior.* m. Blüte. n. Längsschnitt durch Kurzgriffelblüte. o. Längsschnitt durch Langgriffelblüte. **p)** *P. acaulis*, Blütendiagramm. **q)** *Lysimachia nummularia*, Blüte. **r)** *Cyclamen purpurascens*, Blüte. **s)** *Armeria maritima*, Blütenstand. **t–u)** *Diospyros lotus.* t. Blüte. u. Frucht. (c, p nach Eichler, d, e nach Drude, h nach Harms).

wiegen. In Mitteleuropa einheimisch ist nur der nicht gerade familiencharakteristische Efeu *(Hedera helix)*. *Panax ginseng* ist eine alte chinesische Heilpflanze.

Die **Umbelliferae** (*Apiaceae*, Doldengewächse) stellen gewissermaßen einen besonders erfolgreichen Ast der Araliaceae dar von gemäßigter, vor allem nordhemisphärischer Verbreitung. Mit ihren Doppeldolden (Abb. **102**a), den einförmig gebauten, meist weißen, pentameren Blüten (Abb. **102**c, d) und zweikarpelligen, trockenen Spaltfrüchten (Samenanlagen tenuinucellat) (Abb. **102**e) und meist gelappten oder gefiederten Laubblättern mit großen Scheiden (Abb. **19**e, f) sind sie (zumindest mit ihrer Unterfamilie **Apioideae**) äußerst einheitlich und unverkennbar. Neue Untersuchungen haben ergeben, daß die Blütenstände wahrscheinlich keine echten Dolden, sondern eher reduzierte Thyrsen oder Rispen darstellen. Sehr bemerkenswert ist auch die vielfache Tendenz zur Pseudanthienbildung, wobei entweder die peripheren Petalen der Dolde *(Heracleum, Orlaya)* oder periphere Brakteen unterschiedlicher Ordnung des Blütenstandes strahlig und auffällig differenziert sein können *(Hacquetia, Bupleurum, Astrantia:* Sterndolde, *Eryngium:* Mannstreu) (Abb. **102**b). Die Spaltfrüchte, grundsätzlich sehr einheitlich gebaut, zeigen im Detail komplizierte Elaborationen, die für die systematische Gliederung der Familie eine hervorragende Rolle spielen: Ausbildung von Rippen und Ölgängen, Flügeln *(Heracleum:* Bärenklau), Borsten *(Daucus:* Möhre) oder Widerhaken *(Sanicula)*. Der Reichtum an ätherischen Ölen hat dazu geführt, daß viele Umbelliferen als Gewürz- und Gemüsepflanzen Verwendung finden: Sellerie *(Apium graveolens)*, Kümmel *(Carum carvi)*, Anis *(Pimpinella anisum)*, Fenchel *(Foeniculum vulgare)*, Liebstöckel *(Levisticum officinale)*, Möhre *(Daucus carota)*. Die Familie enthält auch einige starke Giftpflanzen: Schierling *(Conium maculatum)*, Wasserschierling *(Cicuta virosa)*.

Literatur

Eyde, R. H., Tseng, Ch. C. 1971: What is the primitive floral structure of *Araliaceae*. – J. Arnold Arb. 52: 205–239.

Froebe, H. A. 1979: Die Infloreszenzen der Hydrocotyloideen *(Apiaceae)*. – Trop. und Subtrop. Pflanzenwelt 29: 501–679. – F. Steiner, Wiesbaden.

– 1980: Randmusterbildung und Synorganisation bei strahlenden Apiaceendolden. – Plant. Syst. Evol. 133: 223–237.

Goldblatt, P. 1979: A contribution to cytology in *Cornales*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 650–655.

Heywood, V. H. (ed.) 1971: The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. – Bot. J. Linn. Soc. 64, Suppl. 1.

Philipson, W. R. 1977: Ovular morphology and the classification of Dicotyledons. Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 123–140.

Philipson, W. R. et al. 1980: The systematic position of *Aralidium* Miq. – a multidisciplinary study. – Taxon 29: 391–416.

Thorne, R. F. 1973: Inclusion of the *Apiaceae (Umbelliferae)* in the *Araliaceae*. – Notes R. Bot. Gard. Edinburgh 32: 161–165.

Ordnung Ericales

Die *Ericales* umfassen vorwiegend Sträucher, seltener Kräuter. Die Blüten sind penta- oder tetramer, diplo- oder haplostemon, das Gynoecium 5- bis 2zählig und bis zuoberst verwachsen, das Ovar unterständig. Sympetalie herrscht vor. Die Antheren öffnen sich meist mit Poren. Der Pollen bleibt überwiegend in Tetraden beisammen. Die unitegmischen, tenuinucellaten Samenanlagen kommen oft in großer Zahl in den Karpellen vor. Systematisch können die *Ericales* über die *Clethraceae* an die *Dilleniales (Actinidiaceae)* angeschlossen werden. Neben den poriciden Antheren und tenuinucellaten Samenanlagen weisen auch serologische Übereinstimmungen darauf hin.

Die **Clethraceae** bilden eine kleine Familie, die aber durch die noch freien Petalen, die 3zähligen Gynoecien mit oberständigem Ovar und den Einzelpollen aus den anderen Familien der *Ericales* herausragt.

Bei den **Ericaceae** (Ericagewächsen) sind dagegen die Petalen ± verwachsen. Die poriciden Antheren besitzen oft paarige Fortsätze. Die Poren werden an der Antherenbasis angelegt, kommen aber durch Überkippen der Antheren sekundär an die Spitze zu liegen (Abb. **102**k). Oft hängen die Blüten, und der pulvrige Pollen wird durch Vibration von Bienen gesammelt (Abb. **102**l). Gelegentlich, in größeren, aufrechten Blüten, hängen die Pollenkörner durch Viscin-Fäden zusammen *(Rhododendron,* Abb. **102**i). Nektar wird auf einem lappigen Discus zwischen den Stamenbasen sezerniert. Das ober- oder unterständige Ovar entwickelt sich zu einer Kapsel, Beere oder Steinfrucht. Kapseln enthalten winzige Flugsamen mit fädigen oder flügligen Anhängseln. Besonders bemerkenswert ist, daß die *Ericaceae* meist mit Mycorrhiza-Pilzen zusammenleben. Das Vorkommen zahlreicher Zwergsträucher an Pionierstandorten, vorzugsweise auf sauren Böden, wird damit verständlich (arktische Tundra, Zwergstrauchgürtel über der alpinen Waldgrenze, Epiphytenvegetation in den Tropen).

Die oft als eigene Familie *(Pyrolaceae)* abgetrennten Wintergrüngewächse sind immergrüne **(Pyroloideae)** oder chlorophyllose, mycotrophe **(Monotropoideae)** Kräuter, mit Tendenz zu größerer Abhängigkeit vom symbiontischen Pilz, im Extrem: „Mycoparasitismus".

In Mitteleuropa spielen *Vaccinium*-Arten eine Rolle in der Vegetation auf sauren Böden (Heidelbeere, Preißelbeere, Moorbeere); *Rhododendron*-Arten (Alpenrosen) kommen in der subalpinen Stufe vor. *Calluna* (Heidekraut), *Arctostaphylos* (Bärentraube), *Pyrola* (Wintergrün) und *Monotropa* (Fichtenspargel) sind ebenfalls Bewohner saurer Böden. Verschiedene *Erica*-Arten kommen auch in Mitteleuropa vor. Das Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung *Erica* ist Südafrika, von *Rhododendron* das Himalajagebiet und Malesien (besonders Neuguinea).

Die ebenfalls meist strauchigen, aber rein südhemisphärischen **Epacridaceae** unterscheiden sich von den *Ericaceae* vor allem durch ihre haplostemonen Blüten und die Antherenöffnung durch Längsspalten. Die Blütenkrone ist oft röhrenförmig ausgebildet. Neben insektenblütigen gibt es auch viele vogelblütige Gruppen.

Literatur

Dickison, W. C. 1972: Observations on the floral morphology of some species of *Saurauja*, *Actinidia*, and *Clematoclethra*. – J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 88: 43–54.

Stevens, P. F. 1971: A classification of the *Ericaceae:* subfamilies and tribes. – Bot. J. Linn. Soc. 64: 1–53.

Temple, A. 1977: *Ericaceae:* polymorphisme architectural d'une famille dans les régions tempérées et tropicales d'altitude. C. R. Hebd. Acad. Sci., Paris, 284, Sér. D: 163–166.

Wallace, G. D. 1975: Interrelationships of the subfamilies of the *Ericaceae* and derivation of the *Monotropoideae*. – Bot. Not. 128: 286–298.

– 1977: Studies of the *Monotropoideae (Ericaceae)*. Floral nectaries: anatomy and funtion in pollination ecology. – Amer. J. Bot. 64: 199–206.

Ordnung Primulales

Die *Primulales* stellen eine isolierte, homogene Gruppe dar, vor allem ausgezeichnet durch ihre freie Zentralplazenta, eine dicke Säule im Zentrum des Ovars, die meist mit zahlreichen, bitegmischen, aber tenuinucellaten Samenanlagen bedeckt ist. Meist reicht ein Stift vom Plazentarapex unten in den Griffelkanal hinein, der die Pollenschläuche von ihm übernimmt (Abb. **61**b). Da der Fruchtknoten ungefächert ist und der Griffel bis zuoberst einheitlich und ohne Narbenlappen, ist meist die Zahl der am Gynoecium beteiligten Fruchtblätter nicht mehr auszumachen. Die Blüten sind meist pentamer und tetrazyklisch gebaut. Die Stamina stehen vor den verwachsenen Kronblättern und sind ebenfalls mit ihnen verwachsen (Abb. **102**m, n). Systematische Beziehungen scheinen zu den *Dilleniales* zu bestehen (Embryologie, Sekretgänge), was neuerdings durch serologische Ergebnisse bestärkt wird.

Die **Theophrastaceae** mit Hauptverbreitung in der Neotropis sind Holzgewächse. Ihre Blüten zeigen im Gegensatz zu den beiden anderen Familien der Ordnung noch 5 mit den 5 Stamina alternierende Staminodien. Die Früchte sind Beeren.

Die **Myrsinaceae** sind tropisch-subtropische Holzpflanzen mit Harzgängen. Meist kommen Steinfrüchte vor. *Ardisia crispa* ist ein häufig kultivierter kleiner Zierstrauch, der in den verdickten Blatträndern symbiontische Bakterien beherbergt.

Die **Primulaceae** (Schlüsselblumengewächse) lassen sich im Blütenbau kaum von den *Myrsinaceae* unterscheiden. Sie sind aber vorwiegend

krautig und kommen in gemäßigten Gebieten vor. In asiatischen und europäischen Gebirgen ist die Familie besonders reich entwickelt, vor allem mit den Gattungen *Primula* (Schlüsselblume) und *Androsace* (Mannsschild). Die Früchte entwickeln sich meist zu Kapseln, die sich mit Zähnen oder seltener mit einem Deckel öffnen *(Anagallis,* Gauchheil). Vielfach kommt Heterostylie vor (Abb. **102**n, o). Den *Myrsinaceae* am nächsten steht die Gattung *Lysimachia,* die auf Hawaii halbstrauchartige Arten enthält (Abb. **102**q). Ferner ist sie von Interesse, da ein Teil ihrer Arten zu den wenigen bisher bekannten nordhemisphärischen Ölblumen gehören, die Öl statt Nektar sezernieren. Neben den stieltellerförmigen Blüten der Primeln kommen hängende, trichterförmige *(Soldanella)* und solche mit zurückgeschlagenen Kronlappen *(Cyclamen, Dodecatheon)* vor, deren trockener Pollen von Bienen durch Vibration ausgebeutet wird.

Literatur

Frohne, D., John, J. 1978: The *Primulales:* serological contributions to the problem of their systematic position. – Biochem. Syst. Ecol. 6: 315–322.

Nowicke, J. W., Svarla, J. J. 1977: Pollen morphology and the relationship of the *Plumbaginaceae, Polygonaceae,* and *Primulaceae* to the order *Centrospermae.* – Smithsonian Contrib. Bot. 37.

Subramanyam, K., Narayana, L. L. 1976: A contribution to the floral anatomy and embryology in certain members of *Primulaceae.* – J. Ind. Bot. Soc. 55: 274–282.

Vogel, St. 1976: *Lysimachia:* Ölblumen der Holarktis. – Naturwissenschaften 63: 44–45.

Ordnung Plumbaginales

Die *Plumbaginales* mit der einzigen Familie **Plumbaginaceae** (Bleiwurzgewächse) gleichen den *Primulales* in der Zahl und Stellung der Blütenorgane, insbesondere dem epipetalen Staubblattkreis, ebenso im einräumigen Ovar. Auch heterostyle Stieltellerblumen sind oft entwickelt worden. Die Früchte differenzieren sich zu Nüssen oder Deckelkapseln. Im Unterschied zu den *Primulales* jedoch haben die *Plumbaginales* nur eine einzige basale und zudem crassinucellate Samenanlage mit einem tetrasporischen Embryosack (u. a. Plumbago-Typ). Ferner kommen 5 freie Griffeläste vor. Die Ordnung umfaßt viele Halophyten und Xerophyten, Sträucher und Kräuter, mit Hauptverbreitung im Mittelmeergebiet bis nach Ostasien. Europäische Arten finden sich in den Gattungen *Armeria* (Grasnelke, Abb. **102**s) und *Limonium. Plumbago* (Bleiwurz) wird gelegentlich als Zierpflanze kultiviert. Drüsen an den vegetativen Organen kommen häufig vor, die Wasser und Mineralsalze ausscheiden. Ob die *Plumbaginales* näher mit den *Primulales* verwandt sind, erscheint nicht gesichert. Das gleiche gilt von möglichen Beziehungen zu den *Caryophyllales.*

Literatur

Dulberger, R. 1975: Intermorph structural differences between stigmatic papillae and pollen grains in relation to incompatibility in *Plumbaginaceae*. – Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 188: 257–274.

Nowicke, J. W., Skvarla, J. J. 1977: Pollen morphology and the relationship of the *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, and *Primulaceae* to the order *Centrospermae*. – Smithsonian Contrib. Bot. 37.

Ordnung Ebenales

Die *Ebenales* sind durch Sympetalie und gleichzeitiges Vorkommen von 2–3 Staubblattkreisen gekennzeichnet. Ferner ist das Ovar meist gefächert und enthält nur eine oder wenige tenuinucellate (bi- oder unitegmische) Samenanlagen je Fach. Sie sind fast ausschließlich tropisch-subtropische Holzpflanzen. Systematische Beziehungen bestehen zu den *Dilleniales* und *Primulales*. Möglicherweise stellen die *Ebenales* keinen natürlichen Verwandtschaftskreis dar.

Für die **Sapotaceae** eigentümlich ist die variable Zahl von Sepalen und Petalen, die in mehreren Kreisen angeordnet sind. Die 4–12 bis in die Narbenregion verwachsenen Karpelle enthalten je eine unitegmische Samenanlage. Die Früchte sind Beeren. Charakteristisch ist das Vorkommen von Milchsaft: *Achras zapota* aus Mittelamerika liefert Kaugummi und wird in den Tropen auch vielfach wegen der wohlschmekkenden Früchte kultiviert. *Palaquium gutta* aus Malesien ist Guttapercha-Lieferant.

Die **Ebenaceae** (Ebenholzgewächse) enthalten keinen Milchsaft. Ihre Blüten sind oft eingeschlechtig. Sepalen und Petalen bilden nur je einen Kreis. Freie Griffeläste kommen vor. Die Samenanlagen sind bitegmisch. Beerenfrüchte sind auch hier charakteristisch. Die größte Gattung, *Diospyros* (Abb. **102**t, u), enthält verschiedene Nutzpflanzen: *D. ebenum* (Indien) liefert Ebenholz, *D. kaki* (Ostasien) die Kakifrucht.

Bei den **Styracaceae** bilden die Sepalen und Petalen wie bei den *Ebenaceae* nur je einen Kreis, jedoch sind die Karpelle wie bei den *Sapotaceae* bis zuoberst miteinander verwachsen. Die Karpelle sind öfter mehrsamig, das Ovar ober- oder unterständig, die Früchte oft Kapseln oder Nüsse.

Bei den **Symplocaceae** erscheint eine Tendenz zur Vermehrung der Stamina und Verwachsung zu einer Röhre. Das Gynoecium aus 2–5 Karpellen ist bis zur Spitze synkarp. Jedes Fach des unterständigen Ovars enthält 2–4 unitegmische Ovula. Typisch sind bläuliche Steinfrüchte mit längsgeripptem Steinkern. Möglicherweise ist die Familie auch in die Nähe der *Theaceae* oder *Cornaceae* zu stellen.

Literatur

Kolbe, K.-P., John, J. 1980: Serology and systematics of the *Ebenales* and the *Theales*. – Biochem. Syst. Ecol. 8: 249–256.

Nooteboom, H. P. 1975: Revision of the *Symplocaceae* of the Old World New Caledonia excepted. – Leiden University Press, Leiden.

Unterklasse **Asteridae (Sympetalae)**

Die *Asteridae* stellen die höchstentwickelte Unterklasse der Dikotylen dar, zugleich auch die artenreichste, indem sie etwa ein Drittel ihrer Arten enthält, und drittens die einheitlichste. In ihr herrschen die relativ konstantesten Zahlenverhältnisse der Blütenorgane von allen Unterklassen der Dikotylen. Die Blüten sind pentamer. Der Kelch ist verwachsen oder reduziert, meist relativ klein. Die Krone ist in sich und mit den alternierenden Stamina verwachsen. Das Gynoecium ist (außer bei einem Teil der *Gentianales)* synkarp, vielfach nur zweizählig und median gestellt. Die Samenanlagen sind unitegmisch und tenuinucellat, das Endosperm häufig von Anfang an zellulär. Allgemeine Evolutionstendenzen führen einerseits zu zygomorphen Einzelblüten mit Reduktion der Stamina auf 4 (oder 2) *(Scrophulariales)*, andererseits zur Verkleinerung der Blüten und Aggregation in dichten Blütenständen *(Dipsacales, Campanulales)*. Systematische Beziehungen bestehen zu den *Saxifragales* und *Umbelliflorae* aufgrund struktureller und chemischer Merkmale. Als Inhaltsstoffe sind Iridoide charakteristisch.

Literatur

Dahlgren, R. 1977: A note on the taxonomy of the *„Sympetalae"* and related groups. – Publ. Cairo Univ. Herbarium 7/8: 83–102.

Wagenitz, G. 1977: New aspects of the systematics of *Asteridae*. – Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 375–395.

Yamazaki, T. 1974: A system of *Gamopetalae* based on the embryology. – J. Fac. Sci., Tokyo, Sect. 3, Bot., 11: 263–281.

Ordnung Gentianales (Contortae) (einschl. Rubiales)

Die Blüten der *Gentianales* sind radiärsymmetrisch. Bei den zentralen Familien der Ordnung decken sich die Petalen in der Knospe „gedreht" (deshalb auch der Name *„Contortae"* für die Ordnung), was oft zu asymmetrischen Petalenlappen führt (Abb. **103**f–h). Im Gynoecium zeigt sich eine bemerkenswerte Evolutionstendenz von Synkarpie *(Gentianaceae)* über Zwischenstufen *(Loganiaceae)* zu sekundärer Apokarpie *(Apocynaceae, Asclepiadaceae)* mit zur Blütezeit postgenital verbundenen Narben, jedoch später auseinanderklaffenden Karpellen. Meist enthält jedes Karpell mehrere bis zahlreiche Samenanlagen. Die fast immer gegenständig angeordneten Blätter sind oft stipu-

liert. Oft kommen bikollaterale Leitbündel vor. Am Blattgrund, auch an der Innenseite der Kelchblätter, stehen vielfach Kolleteren (Schleimdrüsen als Schutzorgane in jungen Entwicklungsstadien). Alkaloide und Bitterstoffe kennzeichnen viele Gruppen. Das Endosperm ist, im Unterschied zu den meisten anderen Gruppen der *Asteridae*, mehrheitlich nukleär (außer bei *Menyanthaceae* und selten bei *Rubiaceae)*. Bei verschiedenen Familien kommt Heterostylie vor *(Loganiaceae, Gentianaceae, Menyanthaceae, Rubiaceae)*.

Die **Loganiaceae** sind tropisch-subtropische Holzpflanzen mit synkarpem oder halb apokarpem Gynoecium und gefächertem Ovar. *Strychnos nux-vomica* liefert das Alkaloid Strychnin, andere *Strychnos*-Arten das Pfeilgift Curare.

Bei den **Gentianaceae** (Enziangewächsen) ist das Gynoecium ganz synkarp, das Ovar oft ungefächert. Die bestäubungsbiologische Vielfalt zeigt Schalen-, Stielteller- und Trichterblüten. Nektar wird entweder im Blütengrund abgeschieden, wobei dieser bei trichterblütigen Enzianarten teilweise gekammert ist (Abb. **103**c), oder dann besitzt, wie bei *Swertia* (Sumpfenzian), jedes Kronblatt basal 2 separate Nektargruben (Abb. **103**a). Bei *Halenia* ist sogar jedes der 4 Kronblätter gespornt (Abb. **103**b). In allen diesen Fällen handelt es sich demnach um „Revolverblüten", aber auf verschiedener morphologischer Grundlage. Neben den Gattungen *Gentiana* und *Swertia* gehören auch zahlreiche kleinblütige Gattungen zur Familie (z. B. *Centaurium:* Tausendguldenkraut; *Cicendia*: Zündelkraut), darunter auch einige winzige Saprophyten tropischer Regenwälder (z. B. *Leiphaimos*, Abb. **103**d).

Von den nahe verwandten *Gentianaceae* unterscheiden sich die **Menyanthaceae** (Bitterkleegewächse) durch die klappige Knospenlage der Kronblätter, zelluläres Endosperm, spiralige Blattstellung und fehlendes intraxyläres Phloem. Sie sind Sumpf- und Wasserkräuter. In Mitteleuropa einheimisch ist *Menyanthes trifoliata* (Bitterklee, Abb. **103**e) und *Nymphoides peltata* (Sumpfrose).

Die **Apocynaceae** (Hundsgiftgewächse), eine artenreiche Familie von Holzpflanzen, sind vorwiegend tropisch und subtropisch verbreitet. Sie sind gekennzeichnet durch Milchröhren und vielfach apokarpe Gynoecien (an der Spitze postgenital zu einem Narbenkopf verwachsen) (Abb. **103**g). Nektar wird im Blütengrund durch einen Discus sezerniert. Bei den **Plumerioideae** bleiben die Antheren frei; die Samen sind unbehaart. Bei den **Apocynoideae** verkleben die Antheren auf der Innenseite mit dem Griffelkopf; die Samen sind behaart. Trotz der morphologischen Einheitlichkeit ist die blütenbiologische und fruchtbiologische Radiation vielfältig (Stieltellerblüten, extrem lang bei *Macrosiphonia*, Trichterblüten von allen Größen: Abb. **103**g; Balgfrüchte, Kapseln, Beeren, Steinfrüchte, Flugfrüchte: *Lepinia;*

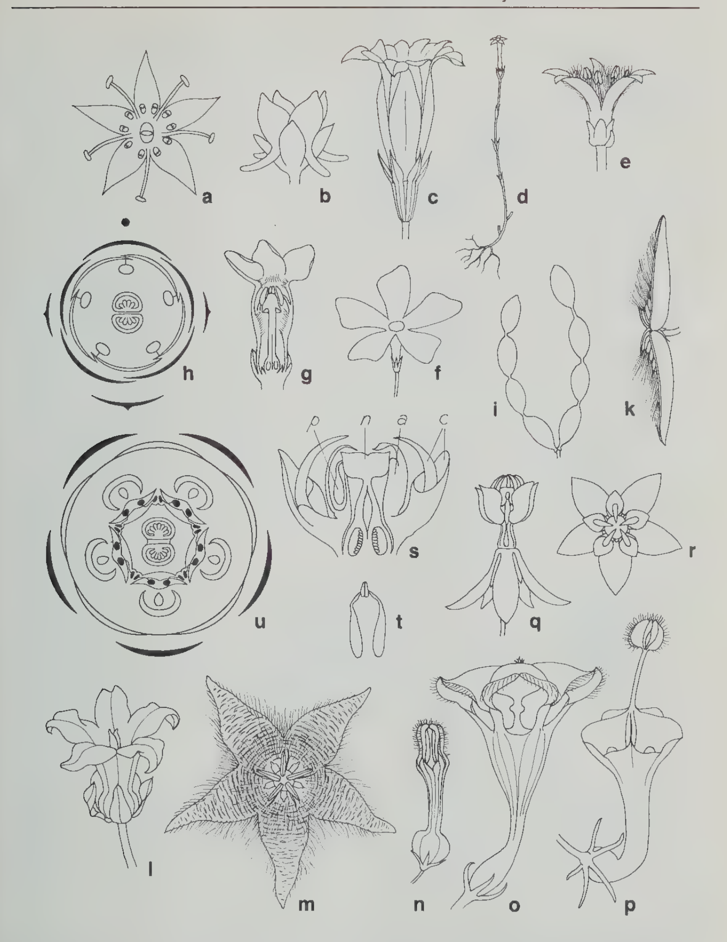


Abb. 103 *Gentianales.* – **a)** *Swertia perennis*, Blüte. **b)** *Halenia elliptica*, Blüte. **c)** *Gentiana kochiana*, Blüte. **d)** *Leiphaimos aphylla*, Pflänzchen. **e)** *Menyanthes trifoliata*, Blüte. **f)** *Vinca minor*, Blüte. **g)** *Rauvolfia ochrosioides*, Blütenlängsschnitt. **h)** *Geissospermum vellosii*, Blütendiagramm. **i)** *Gynopogon erythrocarpus*, Frucht. **k)** *Prestonia hirsuta*, Frucht. **l)** *Araujia sericifera*, Blüte. **m)** *Stapelia hirsuta*, Blüte. **n)** *Ceropegia woodii*, Blüte. **o)** *C. sandersonii*, Blüte. **p)** *C. distincta* ssp. *haygarthii*, Blüte. **q–r)** *Asclepias curassavica*, Blüte. q. von der Seite. r. von oben. **s–u)** *A. cornuti*, s. Blütenlängsschnitt. t. Translator mit Pollinien. u. Blütendiagramm. (d nach Gilg, g, i, k, s–u nach Schumann, h nach Eichler, p nach Troll).

Samen mit Flügeln, Haaren, Arillen oder ohne Anhängsel, Abb. **103**i, k). Verbreitet kommen Alkaloide vor; manche Arten sind giftig. Medizinisch verwendet werden vor allem *Rauvolfia*-Arten (Alkaloide), *Strophanthus*-Arten (Glucosid Strophanthin), *Catharanthus* (zur Leukämiebehandlung). Verschiedene Gattungen sind in wärmeren Gebieten beliebte Zierpflanzen: *Nerium* (Oleander), *Allamanda, Thevetia, Plumeria* (Franchipani). In Mitteleuropa ist nur *Vinca minor* (Kleines Immergrün) einheimisch.

Die **Asclepiadaceae** (Seidenpflanzengewächse), eine weitere artenreiche, tropische Familie, sind nächst verwandt mit den *Apocynaceae.* Sie ragen hervor durch einzigartige Elaborationen im Bestäubungsapparat und besitzen die kompliziertesten Blüten innerhalb der Dikotylen überhaupt. Mittels „Translatoren" (Abb. **103**s–u) werden die vereinigten Pollenmassen (verklebte Tetraden bei **Periplocoideae,** Pollinien bei **Asclepioideae)** paarweise aus benachbarten Theken zweier Antheren von Blüte zu Blüte übertragen. Die Translatoren heften sich mit Klebkörpern *(Periplocoideae)* oder Klemmkörpern *(Asclepioideae)* an den Insektenkörper. Leitschienen, gebildet von verhärteten, sterilen Antherenrändern, leiten Teile des Insektenkörpers zu den Anheftungskörpern der Translatoren. Die Translatoren sind gestaltete, verhärtete Sekrete des Narbenkopfes. Hinter den Stamina kommen vielfältige, komplexe „Nebenkronbildungen" (Corona) vor, welche vielfach den im Blütengrund sezernierten Nektar kapillar aufnehmen und darbieten (Abb. **103**q–s, u). Wenigstens äußerlich scheinbar einfache Blüten besitzt *Araujia* (Abb. **103**l). Die blütenbiologischen Elaborationen gipfeln in abenteuerlichen Kesselfallenblüten der meist afrikanischen Gattung *Ceropegia* mit Osmophoren, Flimmerhaaren, Gleitflächen, Reuse, Lichtfenster (Abb. **103**n–p), oder in den Aasblumen der ebenfalls afrikanischen *Stapelieae (Stapelia, Edithcolea)* (Abb. **103**m), welche Aasfliegen sozusagen parasitieren, indem diese die Blüten bestäuben und als Brutplätze benützen, wobei die Brut jedoch zugrundegeht. Die *Stapelieae* sind ferner als Stammsukkulenten mit hochgradiger Konvergenz zu Säulenkakteen von Interesse. Die Früchte der *Asclepiadaceae,* Bälge mit zahlreichen, behaarten Samen, gleichen jenen der *Apocynoideae.* Als Zierpflanzen sind *Hoya*-Arten (Wachsblumen) beliebt. Einheimisch ist in Mitteleuropa nur *Vincetoxicum hirundinaria* (Schwalbenwurz).

Innerhalb des Familienpaares der *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae* bilden die *Plumerioideae* → *Apocynoideae* → *Periplocoideae* → *Asclepioideae* in gewisser Hinsicht eine eindrückliche Progressionsreihe in der Blütenelaboration. Phantastisch ist die Vielfalt, die von der einheitlichen Grundstruktur ausgegangen ist.

Die **Rubiaceae** (Rötegewächse) stellen mit über 6000 Arten die artenreichste Familie der *Gentianales* dar und bilden vorwiegend tropische

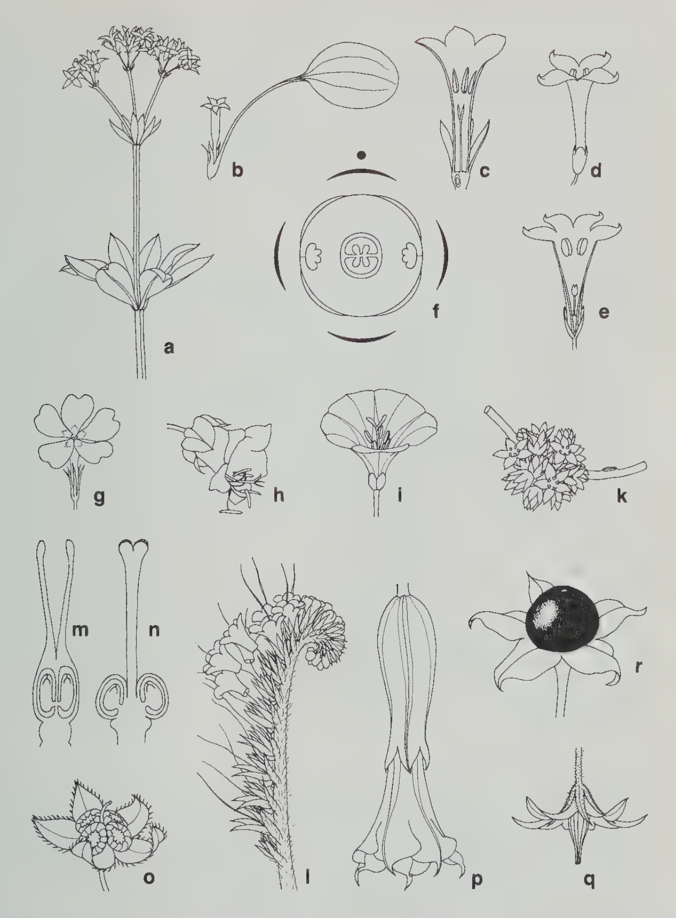


Abb. 104 *Gentianales, Oleales, Polemoniales.* – **a)** *Galium odoratum,* Blütenstand. **b)** *Mussaenda* spec., Randblüte mit vergrößertem Kelchblatt. **c)** *M. erythrophylla,* Mittelblüte, längs. **d–e)** *Syringa yunnanensis.* d. Blüte. e. Kron-Staubblatt-Röhre aufgeschlitzt und ausgebreitet. **f)** *S. vulgaris,* Blütendiagramm. **g)** *Phlox subulata,* Blüte. **h)** Cobaea scandens, Blüte. **i)** *Convolvulus arvensis,* Blüte. **k)** *Cuscuta alba,* Blütenknäuel. **l)** *Echium albicans,* Teilblütenstand. **m)** *Pteleocarpus longistyla,* Längsschnitt durch Gynoecium. **n)** *Anchusa officinalis,* Längsschnitt durch Gynoecium. **o)** *Omphalodes linifolia,* Frucht. **p)** *Datura stramonium,* Blüte. **q)** *Solanum lycopersicum,* Blüte. **r)** *Atropa belladonna,* Frucht. (b nach Weber, c nach Schumann, f nach Knoblauch, g, h nach Peter, k nach Hegi, m, n nach Melchior, o nach Gürke).

Holzpflanzen. Sie unterscheiden sich von den übrigen *Gentianales* vor allem durch ihr unterständiges Ovar. Charakteristisch sind ihre oft großen, zuweilen interpetiolären Stipeln. Im Bau der Blüten und Blütenstände herrscht eine große Vielfalt. Trichter- und Stieltellerblumen kommen häufig vor (Abb. **104**c). Einige Gattungen haben kleine, unscheinbare Blüten und sind windblütig *(Anthospermum, Thelygonum)*. Eine ungewöhnliche Evolutionstendenz zeigt sich in verschiedenen tropischen Gattungen durch stark vergrößerte und farbige Kelchblätter *(Mussaenda, Warscewiczia)* (Abb. **104**b). Teilweise spielen vergrößerte, persistierende Kelche auch in der Verbreitungsbiologie eine Rolle. Eine andere Entwicklung führt zu klein-, aber reichblütigen Köpfen *(Cephalanthus, Sarcocephalus)*. Auch Vermehrung in der Zahl der Blütensektoren kommt vor (z. B. *Gardenia*-Arten). Vielfach differenziert sich die Samenanlage nicht in Nucellus und Integument, sondern sie bleibt ein kompakter Körper. Auch die Fruchtformen sind sehr vielgestaltig. Als beliebteste Kulturpflanze ist der Kaffee *(Coffea arabica* u. a. Arten) zu betrachten. Die Kaffeebohnen (= Samen) liegen zu zweien in einer kirschenartigen Frucht und werden je von einer pergamentartigen Schicht umhüllt. Zierpflanzen mit schönen Blüten bilden Arten von *Ixora* und *Gardenia*. *Cinchona*-Arten liefern das Malariaheilmittel Chinin. Verschiedene Gattungen haben sich zu Ameisenpflanzen entwickelt, am auffälligsten *Hydnophytum* und *Myrmecodia* mit großen, labyrinthartig gekammerten Stengelknollen. In Mitteleuropa sind besonders die krautigen Gattungen *Galium* (Labkraut), *Cruciata* (Kreuzlabkraut) und *Asperula* (Waldmeister) vertreten. Sie zeichnen sich aus durch wirtelige Blattstellung, kleine, meist 4zählige Blüten und einsamige Spaltfrüchte, oft mit Kletteinrichtungen (Abb. **104**a).

Literatur

Darwin, St. P. 1976: The subfamilial, tribal and subtribal nomenclature of the *Rubiaceae*. – Taxon 27: 159–185.

El-Gazzar, A., Hamza, M. K. 1980: The subdivision of *Asclepiadaceae*. – Phytologia 45: 1–16.

Leach, L. C. 1978: A contribution towards a new classification of *Stapelieae (Asclepiadaceae)*. – Excelsa 1: 1–75.

Lee, Y. S., Fairbrothers, D. E. 1978: Serological approaches to the systematics of the *Rubiaceae* and related families. – Taxon 27: 159–185.

Leeuwenberg, A. J. M. et al. 1980: *Loganiaceae*. – In: Engler, A., Prantl, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 28 b I. – Dunker & Humblot, Berlin.

Schick, B. 1980: Untersuchungen über die Biotechnik der Apocynaceenblüte. I. Morphologie und Funktion des Narbenkopfes. – Flora 170: 394–432.

Schill, R., Jäkel, U. 1978: Beitrag zur Kenntnis der Asclepiadaceen-Pollinarien. – Trop. und Subtrop. Pflanzenwelt 22. – F. Steiner, Wiesbaden.

Schnepf, E. et al. 1979: Über Bildung und Feinstruktur des Translators der Pollinarien von *Asclepias curassavica* und *Gomphocarpus fruticosus*. – do. 25.

Sundell, E. 1980: The subfamilial, tribal, and subtribal nomenclature of the *Asclepiadaceae*. – Taxon 29: 257–265.

Tiagi, Y. C., Kshetrapal, S. 1974: Studies on the floral anatomy, evolution of the

gynoecium and relationships of the family *Loganiaceae.* – Adv. Plant Morph. 1972: 408–416.
Walker, D. B. 1975: Postgenital carpel fusion in *Catharanthus roseus (Apocynaceae)* I. Light and scanning electron microscopic study of gynoecial ontogeny. – Amer. J. Bot. 62: 457–467.
Weberling, F. 1977: Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 191–209.

Ordnung Oleales

Die Oleales mit der einzigen Familie **Oleaceae** (Ölbaumgewächse) stehen den *Gentianales* nahe, unterscheiden sich von ihnen aber doch in einer Reihe von Merkmalen: Die Blüten haben zwar meist 4 Kelch- und 4 Kronblätter, aber konstant nur 2 Stamina, obwohl sie nicht zygomorph sind (Abb. **104**d–f). Stipeln fehlen. Gelegentlich treten Fiederblätter auf *(Fraxinus, Jasminum).* Intraxyläres Phloem fehlt. Das Endosperm ist zellulär. Die Familie, durchwegs Holzpflanzen, hat eine weite Verbreitung. In Mitteleuropa kommen die Gattungen *Fraxinus* (Esche) und *Ligustrum* (Liguster) vor. Als Zierpflanzen werden hier Arten von *Forsythia, Syringa* (Flieder) und *Jasminum* kultiviert. Der mediterran-vorderasiatische Ölbaum *(Olea europaea)* liefert das Olivenöl.

Literatur

Kshetrapal, S., Tiagi, G. D. 1970: Structure, vascular anatomy, and evolution of the gynoecium in the family *Oleaceae* and their bearing on the systematic position of genus *Nyctanthes* L. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 16: 143–151.

Ordnung Polemoniales

Die *Polemoniales* sind gekennzeichnet durch radiärsymmetrische Blüten, Isomerie im Androecium, häufig contorte (aber auch quincunciale) Knospendeckung der Petalen, meist monotele Infloreszenzen, das häufige Vorkommen von Alkaloiden, aber Fehlen von Iridoiden, Stärke als Reservestoff, meist spiralige Blattstellung. Gewöhnlich umgibt ein Discusring die Ovarbasis.
Die **Polemoniaceae** stellen eine überwiegend krautige Familie dar mit Hauptverbreitung in Nordamerika. Sie sind innerhalb der Ordnung charakterisiert durch ein meist 3zähliges Gynoecium, Kapselfrüchte und Samen mit verschleimender Oberfläche. Im Gegensatz zur relativ einförmigen Verbreitungsbiologie zeigt sich in bestäubungsbiologischer Hinsicht eine breitgefächerte Radiation. Neben Bienen, Fliegen, Schmetterlingen (Abb. **104**g) und Käfern spielen dabei auch Kolibris und Fledermäuse (Abb. **104**h) eine Rolle. Eine Vielzahl der Vertreter ist autogam. Entsprechend vielfältig sind die Formen, Farben und Größen der Blüten.

Die **Convolvulaceae** (Windengewächse) mit vielen windenden Kräutern, aber auch Sträuchern und Bäumen, sind vor allem in tropischen und subtropischen Gebieten verbreitet. Von den nahe verwandten *Polemoniaceae* unterscheiden sie sich in erster Linie durch das meist dimere Gynoecium und die nur 1–2 Samenanlagen je Karpell, ebenso durch das häufige Vorkommen von bikollateralen Leitbündeln. Die Früchte differenzieren sich zu Kapseln, selten gibt es eine „innere" Klausenbildung durch Kombination von falschen Scheidewänden und Apikalseptum. In Mitteleuropa heimisch sind nur Arten von *Calystegia*, *Convolvulus* (Winden) (Abb. **104**i) und *Cuscuta* (Teufelszwirn) (Abb. **104**k). *Cuscuta* ist eine parasitische Gattung mit Stengelhaustorien und kleinen Blüten. Eine wichtige Kulturpflanze in wärmeren Gebieten stellt *Ipomoea batatas* (Süßkartoffel) dar.

Die **Hydrophyllaceae**, eine meist krautige, vorwiegend in Nordamerika verbreitete Familie, sind innerhalb der *Polemoniales* charakterisiert durch ein einfächriges Ovar mit parietaler Plazentation und oft mehreren Samenanlagen, Kapseln, wickeligen (oft „eingerollten") Blütenständen und rauhen Haaren (selten Brennhaaren).

Die den *Hydrophyllaceae* ähnlichen **Boraginaceae** (Boretschgewächse) bilden eine artenreiche, weltweit verbreitete, dabei im Mittelmeergebiet mannigfaltigste Familie mit Holzpflanzen und Kräutern. Die Verwandtschaft kommt augenfällig zum Ausdruck durch die ähnlichen Infloreszenzen (zusammengesetzt aus Wickeln oder Doppelwickeln: sog. Boragoiden) und durch die borstige Behaarung (Abb. **104**l). Der Unterschied dagegen liegt in den nur 2 (selten 1) Samenanlagen je Karpell und der Differenzierung von Klausenfrüchten (einheitliche Nuß oder Steinfrucht nur bei den vorwiegend tropischen, baumförmigen **Cordioideae** und **Ehretioideae**) (Abb. **60**a, **104**m, n). Die Samenanlagen sitzen in den Ovarfächern nahe der Basis, ihre Mikropyle ist aufwärtsgerichtet. Oft sind in den Kronröhren Schlundschuppen ausgebildet. Die Klausenfrüchte zeigen mannigfaltige Elaborationen (Abb. **104**o). In verschiedenen Gruppen sind sie durch widerhakenführende Emergenzen zu Klettfrüchten geworden (z. B. *Lappula)*, bei *Harpagonella* sitzen Kletteinrichtungen auf dem persistierenden Kelch. Zahlreiche Gattungen kommen auch in Mitteleuropa vor, z. B. Vergißmeinnicht *(Myosotis)*, Lungenkraut *(Pulmonaria)*, Beinwell *(Symphytum)*.

Mit über 2000 Arten stellen die **Solanaceae** (Nachtschattengewächse) die artenreichste Familie der *Polemoniales* dar. Sie sind weit verbreitet, jedoch am stärksten entfaltet in den Tropen und Subtropen. Nahe Verwandtschaft besteht vor allem mit den *Convolvulaceae*, mit denen sie durch bikollaterale Leitbündel, ähnliche Alkaloide und Stärkespeicherung übereinstimmen. Sie unterscheiden sich von den *Convolvulaceae* durch meist zahlreiche Samenanlagen, häufige Metatopien in

komplizierten Infloreszenzen und schräge Stellung des zweizähligen Ovars. Trichter-, Glocken- und Stieltellerblumen herrschen vor, in einigen Gattungen werden sie ansehnlich groß *(Datura,* Stechapfel, Abb. **104**p; *Solandra).* Die Schalenblumen von *Solanum* zeigen einen Streukegelmechanismus (Abb. **104**q). Früchte werden meist als Beeren oder Kapseln ausgebildet. Zu der artenreichsten Gattung, *Solanum,* mit 1500 Arten gehört die Kartoffel *(S. tuberosum),* Tomate *(S. lycopersicum)* und Aubergine *(S. melongea).* Als weitere Kulturplfanzen sind Paprika *(Capsicum),* Tabak *(Nicotiana tabacum)* und *Petunia* zu nennen. Medizinisch verwendet werden die Alkaloide der Tollkirsche *(Atropa belladonna,* Abb. **104**r) und des Stechapfels *(Datura stramonium).*

Die **Nolanaceae,** eine kleine, südamerikanische Familie, unterscheiden sich von den nahe verwandten *Solanaceae* durch ein 5zähliges Gynoecium, das sich in zahlreiche einsamige Klausen differenziert oder – anders ausgedrückt – ontogenetisch sekundär vielkarpellig wird.

Literatur

Hawkes, J. G. et al. (eds.) 1979: The biology and taxonomy of the *Solanaceae.* – Linn. Soc. Symp. Ser. 7.

Huber, K. A. 1980: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradoxa* Lindl. *(Nolanaceae).* – Dissertationes Botanicae 55. – Cramer, Vaduz.

Taylor, Th. N., Levin, D. A. 1976: Pollen morphology of *Polemoniaceae* in relation to systematics and pollination systems: scanning electron microscopy. – Grana 15: 91–112.

Ordnung Scrophulariales (einschl. Lamiales)

Die *Scrophulariales* unterscheiden sich von den *Polemoniales* (mit denen sie früher als *Tubiflorae* zusammengefaßt wurden) durch die vorherrschende Ausbildung und Elaboration zygomorpher Blüten (oft mit Unter- und Oberlippe), verbunden mit Oligometrie im Androecium (meist 4 durch Ausfall des median-oberen Staubblattes, oder auch 2), durch polytele Infloreszenzen, durch vorwiegend gegenständige Blätter, durch einheitlich zelluläres Endosperm mit haustorialen Bildungen, durch das Fehlen von Alkaloiden, jedoch Vorkommen von iridoiden Verbindungen, durch das Vorkommen von Stachyose und anderen Oligosacchariden als Reservestoffe anstelle von Stärke. Allgemein verbreitet ist ferner eine konnektivwärts gelegene Eindellung der Pollensäcke („Pollensackplazentoid"), die bei den *Polemoniales* mit Ausnahme der *Solanaceae* und *Nolanaceae* seltener vorkommt. Von vielen Autoren werden die *Lamiales* von den *Scrophulariales* abgetrennt. Doch bestehen jedenfalls enge systematische Beziehungen.

Die **Scrophulariaceae** (Rachenblütler) bilden eine artenreiche, weltweit verbreitete Familie von Sträuchern und Krautpflanzen. Sie sind gekennzeichnet durch zahlreiche, scheidewandständige Samenanlagen in jedem Karpell und Kapseln mit zahlreichen, ungeflügelten, endospermreichen Samen. Wie so oft sind die Blüten vielgestaltig trotz der wenig variierten Zahl der Organe. Als einzige Zahlenunterschiede sind in verschiedenen Untergruppen der Familie verschiedene Reduktionsstufen im Androecium erkennbar (1) *Verbascum* (Königskerze): 5 Stamina in annähernd radiärsymmetrischen, pollenbietenden Schalenblumen (Abb. **105**a, d); (2) *Scrophularia* (Braunwurz): 4 Stamina und 1 Staminodium in zygomorphen Rachenblumen mit Nektar (Abb. **105**e); (3) *Digitalis* (Fingerhut): 4 Stamina in zygomorphen Rachenblumen mit Nektar (Abb. **105**f); (4) *Gratiola* (Gnadenkraut): 2 Stamina und 2 Staminodien in zygomorphen Rachenblumen mit Nektar; (5) *Veronica* (Ehrenpreis): 2 Stamina in schwach zygomorphen Stieltellerblumen mit Nektar (Abb. **105**c, i). Besonders elaboriert sind Maskenblumen, deren gelenkig verschlossener Schlund bei einem Blütenbesuch mit Kraftanwendung geöffnet werden muß, z. B. beim Löwenmaul *(Antirrhinum)* und Leinkraut *(Linaria*, Abb. **105**b, g). Bei *Mimulus* (Gauklerblume) und verwandten Gattungen klappen die beiden Narbenlappen bei Berührung zusammen. Die Blüten verschiedener *Calceolaria*-Arten (Pantoffelblumen) produzieren Öl statt Nektar (Abb. **105**h). Verschiedene Vertreter der Familie sind grüne Halbparasiten mit Wurzelhaustorien, die Schuppenwurz *(Lathraea)* ein chlorophylloser Vollparasit. *Paulownia tomentosa* (Kaiserbaum) ist eine baumförmige Scrophulariacee aus China, die in Mitteleuropa gelegentlich als Zierpflanze kultiviert wird.

Die **Bignoniaceae** sind fast ausschließlich tropische und subtropische Holzgewächse, vielfach Lianen. Von den nahe verwandten *Scrophulariaceae* unterscheiden sie sich durch oft geflügelte, endospermlose Samen. Unter den verschiedenen Früchten verdienen schotenartige Formen mit Replum und abfallenden Klappen Erwähnung (Abb. **105**l). Auch bei den *Bignoniaceae* ist eine Fülle bestäubungsbiologischer Blütentypen entstanden. Neben manchen Insektengruppen treten auch Vögel und Fledermäuse als Bestäuber auf, gerade bei den großblütigen, auffälligen Arten (Abb. **105**k). So wird der in allen Tropengebieten häufig kultivierte rotblühende „Afrikanische Tulpenbaum" *(Spathodea calyculata)* von Vögeln bestäubt, der Leberwurstbaum *(Kigelia africana)* mit dunkelbraunen Blüten und ausgeprägter Penduliflorie dagegen von Fledermäusen. Bemerkenswert ist ferner die häufige Bindung von Ameisen an *Bignoniaceae* durch extraflorale Nektarien (bei lianenförmigen Gattungen) und in einigen Fällen durch bewohnbare Zweige *(Tabebuja)*. *Catalpa bignonioides* wird in Mitteleuropa oft als Zierbaum angepflanzt.

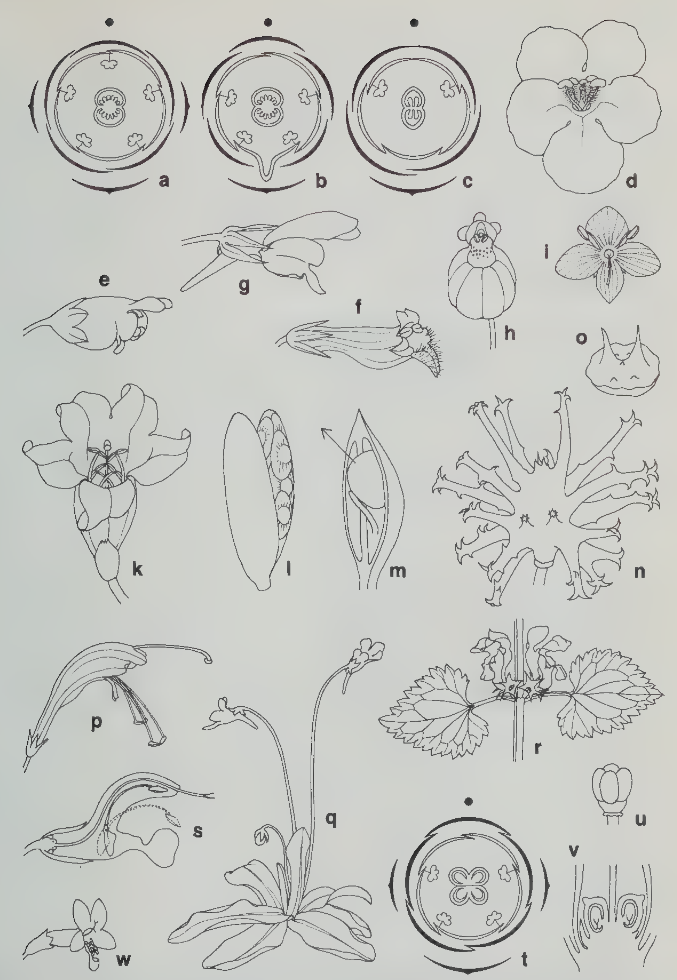


Abb. 105 *Scrophulariales.* – **a)** *Verbascum nigrum,* Blütendiagramm. **b)** *Linaria vulgaris,* Blütendiagramm. **c)** *Veronica chamaedrys,* Blütendiagramm. **d)** *Verbascum phoeniceum,* Blüte. **e)** *Scrophularia nodosa,* Blüte. **f)** *Digitalis lutea,* Blüte. **g)** *Linaria genistifolia.* Blüte. **h)** *Calceolaria biflora,* Blüte. **i)** *Veronica austriaca,* Blüte. **k)** *Bignonia capreolata,* Blüte. **l)** *Callichlamys peckoltii,* Frucht. **m)** *Acanthus mollis,* halbe Frucht, Same wird weggeschleudert. **n)** *Harpagophytum procumbens,* Frucht. **o)** *Dicerocaryum zanguebaricum,* Frucht. **p)** *Aeschynanthes hildenbrandtii,* Blüte. **q)** *Pinguicula vulgaris,* Pflanze. **r)** *Lamium maculatum,* Teilblütenstand. **s)** *Salvia pratensis,* Blütenlängsschnitt mit Hebelmechanismus. **t)** *Lamium album,* Blütendiagramm. **u)** *Salvia officinalis,* Frucht. **v)** *Lamium maculatum,* Längsschnitt durch Blütenbasis. **w)** *Hyptis membranacea,* Blüte. (a–c, t nach Eichler, l nach Schumann, m nach Fürnkranz, n, o nach Stapf, s nach Knoll, v nach Melchior).

Auch die **Acanthaceae** (Acanthusgewächse) sind vorwiegend tropisch-subtropische Pflanzen mit verschiedenen Wuchsformen und nächstverwandt mit *Scrophulariaceae* und *Bignoniaceae*. Höchst eigentümlich verhält sich jedoch hier der hochdifferenzierte Samenverbreitungsmechanismus. Bei der Reife werden die scheibenförmigen Samen ausgeschleudert und von „Jaculatoren" (verholzten Funiculi) in eine stabilisierende Drehbewegung versetzt (Abb. **105**m). Verschiedene *Acanthaceae* werden als Zierpflanzen gehalten (z. B. Arten von *Acanthus*, *Aphelandra* und *Justicia)*.

Besonders mit den *Bignoniaceae* näher verwandt sind auch die **Pedaliaceae**, meist Kräuter, mit Hauptverbreitung in Afrika. Sie sind ausgezeichnet durch stark sezernierende Schleimdrüsen und vor allem wieder durch die Früchte: Kapseln oder häufiger harte Schließfrüchte, die oft als massive und Tiere verletzende Trampelkletten verbreitet werden, am auffälligsten etwa bei *Dicerocaryum* (Teufelsdorn) als perfekte zweispitzige Reißnägel (Abb. **105**o) oder bei *Harpagophytum* (Teufelskralle) mit klammerartig wirkenden spitzen Haken (Abb. **105**n).

Auch die **Gesneriaceae** bilden eine Nachbarfamilie der *Scrophulariaceae*, vorwiegend in warmen Gebieten vertreten. Sie unterscheiden sich von ihnen vor allem durch die vorherrschende parietale Plazentation und das Fehlen von Iridoidglucosiden. Bemerkenswert erscheint auch die Tendenz zur paarweisen postgenitalen Vereinigung der Antheren (Abb. **105**p). Ferner kommen teils unterständige Fruchtknoten vor, vielleicht in Zusammenhang mit der häufigen Vogelblütigkeit. Die Kapselfrüchte entlassen zahlreiche kleine Flugsamen; auch Beeren treten auf. Vegetativ ist die häufige Anisokotylie bemerkenswert. Bei *Streptocarpus*-Arten besitzt sogar die erwachsene Pflanze als „Laubblatt" nur eine allerdings stark vergrößerte Cotyledon. Beliebte Zierpflanzen sind das Usambara-Veilchen *(Saintpaulia)*, *Kohleria* und Gloxinie *(Sinningia)*. Als Tertiärrelikte kommen in Europa die isolierten Gattungen *Haberlea*, *Jankaea* und *Ramonda* in mediterranen Gebirgen vor.

Die besonders südafrikanischen **Buddlejaceae** unterscheiden sich von den *Scrophulariaceae* durch 4zählige, nur wenig zygomorphe Blüten. In Mitteleuropa wird als Zierstrauch gelegentlich *Buddleja variabilis* angepflanzt, deren Blüten von Schmetterlingen bestäubt werden.

Die krautigen **Orobanchaceae** (Sommerwurzgewächse) gleichen mit ihrer parietalen Plazentation den *Gesneriaceae*. Sie sind chlorophyllose, fleischige Wurzelparasiten mit schuppenförmigen, spiralig angeordneten Blättern. Zahlreiche Arten der Gattung *Orobanche* kommen in Mitteleuropa vor. In den loculiciden Kapseln werden sehr viele winzige Samen gebildet.

Bei den ebenfalls an die *Scrophulariaceae* anschließenden krautigen **Lentibulariaceae** (Wasserschlauchgewächsen) kommt eine freie Zentralplazenta vor (wie bei *Limosella* unter den *Scrophulariaceae)*, zudem nur 2 Stamina. Die Phyllotaxis ist spiralig. Besonderes biologisches Interesse verdient ihre Insectivorie. Bei *Pinguicula* (Fettkraut) sind die Laubblätter auf der Oberseite mit Kleb- und Verdauungsdrüsen besetzt (Abb. **105**q). Der auch in den Tropen artenreiche Wasserschlauch *(Utricularia)* besitzt hochkomplexe Fangblasen an den Blättern. Bei der rein tropischen Gattung *Genlisea* bilden die Fangorgane schraubig gedrehte Reusen.

Die recht isoliert stehenden, fast ausschließlich australischen **Myoporaceae** haben ein wenigsamiges, teils durch falsche Scheidewände mehrfach gefächertes Ovar, das sich meist zu einer Steinfrucht entwikkelt. Die kleinen, ausgebreiteten, oft weißen Blüten von *Myoporum* werden von Insekten bestäubt, die größeren, röhrenförmigen, oft roten bei *Eremophila* von Vögeln.

Relativ eigenständig innerhalb der *Scrophulariales* (und daher gelegentlich auch als eigene Ordnung *Lamiales* abgetrennt) erscheinen die beiden letzten Familien. Die **Verbenaceae** bilden eine artenreiche, weitverbreitete Gruppe. Sie sind gekennzeichnet durch zwei aufrechte Samenanlagen mit nach unten gerichteter Mikropyle je Karpell, Apikalsepten und falsche Scheidewände in den Ovarien, und Steinfrüchte oder Spaltfrüchte (unvollkommene Klausenbildung). Bei den oft langröhrigen oder stieltellerförmigen, dabei leicht zygomorphen und leicht zweilippigen Blüten spielen Schmetterlinge und Vögel eine wichtige Rolle als Bestäuber. In einigen Gattungen ist der Kelch *(Clerodendron, Petrea)* oder Hochblätter *(Congea)* vergrößert und farbig. In Mitteleuropa kommt nur das Eisenkraut *(Verbena officinalis)* als Unkraut vor. Eines der übelsten tropischen Unkräuter stellt *Lantana camara* (Wandelröschen) dar. *Tectona grandis* aus Ostasien ist der Teakbaum.

Die **Labiatae** (*Lamiaceae*, Lippenblütler) haben als größte Familie (mit über 3000 Arten) unter den *Scrophulariales* auch die weiteste Verbreitung. Sie stehen den *Verbenaceae* sehr nahe, unterscheiden sich von ihnen jedoch durch perfekte Klausenfrüchte (Abb. **105**u). Schon zur Blütezeit ist der Griffel tief in die Mitte der 4 ausgebauchten Ovarteile (aus 2 Karpellen) „eingesenkt“ (Abb. **105**t–v). Einheitlicher als in anderen Familien sind bei den Labiaten stark zygomorphe, zweilippige Blüten und damit eine besondere Adaptation an die Bestäubung durch Hymenopteren ausgeprägt. Die Unterlippe (aus 3 Petalen) bildet einen Landeplatz. Die gewölbte Oberlippe (aus 2 Petalen) birgt die Stamina und den Griffel (Nototribie). Gerade umgekehrt verhält sich die Unterfamilie **Ocimoideae,** wo die Unterlippe (aus einem Petalum) die Stamina und das Gynoecium birgt

(Sternotribie); die Stamina werden dabei oft explosiv exponiert. In einigen Gattungen der *Ocimoideae* sind sogar die Filamente miteinander verwachsen (z. B. *Coleus*), so daß eine Art „Schmetterlingsblüte" entsteht. Labiaten-Arten, die nicht von Hymenopteren bestäubt werden, zeigen teils die Zweilippigkeit weniger stark. Extrem elaboriert sind die Blüten von *Salvia* (Salbei). Hier sind nur die 2 unteren Stamina je zur Hälfte fertil und gelenkig der Blütenröhre eingefügt. Die beiden anderen Hälften bilden bei vielen *Salvia*-Arten eine Klapptür im Blüteneingang. Wenn sie von einem Besucher aufgestoßen wird, senken sich die in der Oberlippe eingeschlossenen fertilen Theken auf den Rücken des Besuchers und applizieren dort Pollen (Abb. **105**s). Bei vogelblütigen *Salvia*-Arten ist der Hebelmechanismus rückgebildet, dafür die Antheren ständig exponiert.

Die Klausenfrüchte enthalten bei einigen *Labiatae* Elaiosomen und werden dann von Ameisen verbreitet. Auch der persistierende Kelch spielt teilweise eine Rolle bei der Diasporenverbreitung. Ein bemerkenswertes Beispiel ist *Scutellaria*, wo die Klausen durch Regentropfen aus dem Kelch freigegeben werden (Regenballist). In den thyrsischen Infloreszenzen mit immer opponierter Blattstellung sind die Achsen der cymösen Teilblütenstände fast immer gestaucht, so daß die Blüten in „Scheinquirlen" angeordnet sind. In den oft vierkantigen Achsen verstärkt kollenchymatisches Gewebe die Kanten (Abb. **105**r). Sehr charakteristisch ist auch das Vorkommen ätherischer Öle in Köpfchenhaaren, die vielfach als Gewürz oder Parfüm benutzt werden, z. B. Rosmarin *(Rosmarinus officinalis)*, Basilikum *(Ocimum basilicum)*, Thymian *(Thymus vulgaris)*, Salbei *(Salvia officinalis)*, Pfefferminze *(Mentha piperita)*, Lavendel *(Lavandula officinalis)*.

Literatur

Abels, J. 1975: Die Gattungen *Ceratotheca* Endl. und *Dicerocaryum* Boj. - Mem. Soc. Broteriana 25: 5–358.

Attawi, F. A. J., Weber, H. Ch. 1980: Zum Parasitismus und zur morphologisch-anatomischen Struktur der Sekundarhaustorien von *Orobanche*-Arten *(Orobanchaceae)*. - Flora 169: 55–83.

Brantjes, N. B. M., De Vos, O. C. 1981: The explosive release of pollen in flowers of *Hyptis (Lamiaceae)*. – New Phytol. 87: 425–430.

Burtt, B. L. 1977: Classification above the genus, as exemplified by *Gesneriaceae*, with parallels from other groups. - Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 97–109.

Fürnkranz, D. 1977: Abschleudern der Samen von *Acanthus mollis (Acanthaceae)*. – Wiss. Film, Wien, 18: 34–40.

El Gazzar, A., Watson, L. 1970: A taxonomic study of *Labiatae* and related genera. – New. Phytol. 69: 451–486.

Gentry, A. H. 1974: Coevolutionary patterns in Central American *Bignoniaceae*. - Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 728–759.

Leinfellner, W. 1973: Das Gynözeum der Bignoniaceen III. - Oesterr. Bot. Z. 122: 59–73.

Van der Pijl, L. 1972: Functional considerations and observations on the flowers of some *Labiatae*. - Blumea 20: 93–103.

Ritterbusch, A. 1976: Die Organopoiese der Blute von *Calceolaria tripartita* R. et P *(Scrophulariaceae)*. - Bot. Jahrb. Syst. 95: 267–320.

Vogel, St. 1974: Ölblumen und ölsammelnde Bienen. - Trop. und Subtrop. Pflanzenwelt 7. – F. Steiner, Wiesbaden.

Weber, A. 1971: Zur Morphologie des Gynoeceums der Gesneriaceen. – Oesterr. Bot. Z. 119: 234–305.
Weber, A. 1976: Wuchsform, Infloreszenz- und Blütenmorphologie von *Epithema (Gesneriaceae).* – Plant Syst. Evol. 126: 287–322.
Weber, H. Ch. 1981: Zur Evolution des Parasitismus bei den *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae.* – Plant Syst. Evol. 136: 217–232.
Wilson, C. L. 1974: Floral anatomy in *Gesneriaceae.* – Bot. Gaz. 135: 247–268.

Ordnung Plantaginales

Die *Plantaginales* umfassen nur die **Plantaginaceae** (Wegerichgewächse), Kräuter oder Halbsträucher, von kosmopolitischer Verbreitung, darunter viele Unkräuter. Die Blüten sind 4zählig (Gynoecium dimer), klein, und oft ährig angeordnet (Abb. **106**a). Tendenzen zur Windblütigkeit, Insektenblütigkeit (Bürstenblumen) und Autogamie kommen vor. Die Früchte differenzieren sich zu Deckelkapseln. Die Samen haben eine Schleimepidermis.

Literatur

Hammer, K. 1978: Entwicklungstendenzen blütenökologischer Merkmale bei *Plantago.* – Flora 167: 41–56.
Hesse, M. 1979: Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen der *Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae* und *Asteraceae.* – Plant. Syst. Evol. 132: 107–139.

Ordnung Dipsacales

Die *Dipsacales* stehen den *Scrophulariales* am nächsten. Sie unterscheiden sich von ihnen durch ihr unterständiges Ovar und die im Vergleich zu den übrigen *Asteridae* relativ variable Karpellzahl, jedoch mit der Tendenz, nur in einem der Karpelle Samenanlagen auszubilden. Die Krone ist meist weniger elaboriert zygomorph als bei den *Scrophulariales.* Dafür geht eine andere, charakteristische Tendenz zu kompakten, viel- und kleinblütigen Infloreszenzen. Verschiedentlich kommen haarförmige Blütennektarien vor.

Die **Caprifoliaceae** (Geißblattgewächse) umfassen mehrheitlich Sträucher von nordhemisphärischer Verbreitung. Die meist zygomorphen Blüten enthalten (im Gegensatz zu den *Scrophulariales)* fast immer 5 Stamina. Früchte entwickeln sich öfter zu Beeren oder Steinfrüchten. In Mitteleuropa einheimisch sind die Holunder-Arten *(Sambucus),* Geißblatt *(Lonicera,* Abb. **106**c), Schneeball *(Viburnum,* Abb. **106**b), Moosglöckchen *(Linnaea borealis).* Ferner gehören verschiedene ostasiatische und nordamerikanische Ziersträucher zur Familie.

Die **Valerianaceae** (Baldriangewächse), ebenfalls mit Schwergewicht auf der Nordhemisphäre, bestehen vorwiegend aus krautigen Pflanzen. Das immer oligomere Androecium enthält noch 4–1 Stamina. Das

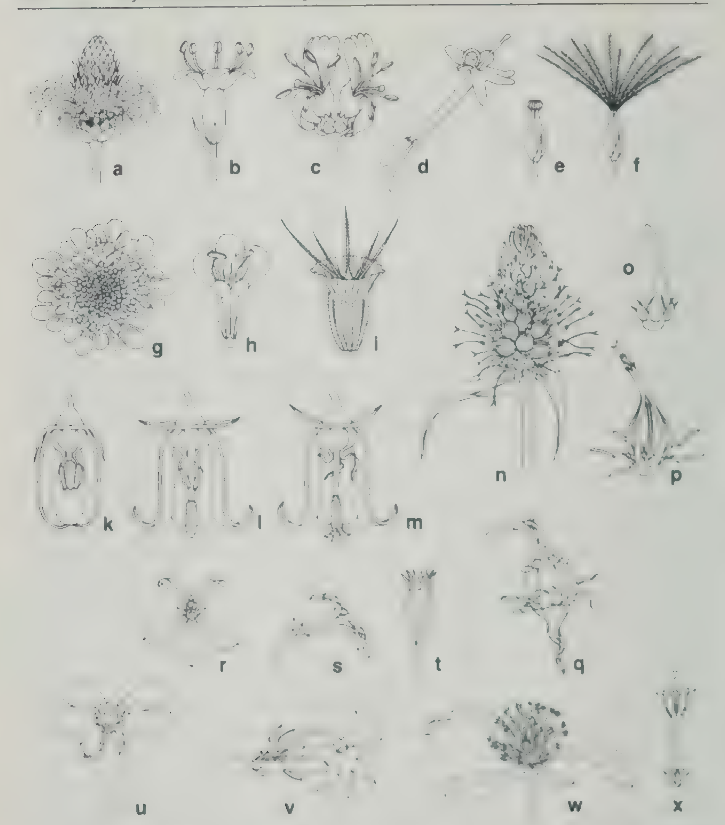


Abb. 106 *Plantaginales, Dipsacales, Campanulales.* – **a)** *Plantago lanceolata,* Blütenstand. **b)** *Viburnum lantana,* Blüte. **c)** *Lonicera xylosteum,* Blütenpaar. **d)** *Kentranthus ruber,* Blüte. **e–f)** *Valeriana dioeca.* e. Junge Frucht. f. Reife Frucht. **g–i)** *Scabiosa columbaria.* g. Blütenstand. h. Blüte. i. Frucht. **k–m)** *Campanula* spec., Entfaltungsstadien der Blüte. k. Knospe. l. Männliche Phase. m. Weibliche Phase. **n–p)** *Phyteuma spicatum.* n. Blütenstand. o. Blütenknospe. p. Offene Blüte. **q)** *Campanula alliariifolia,* Frucht. **r–t)** *Lobelia membranacea.* r. Blüte von vorn. s. Blüte von der Seite. t. Frucht. **u)** *Stylidium graminifolium,* Blüte. **v)** *Scaevola taccada,* Blüte. **w–x)** *Acicarpha tribuloides.* w. Blütenstand. x. Blüte. (d nach Proctor u. Yeo, k–m nach Faegri u. van der Pijl, u nach Schönland).

Ovar ist zwar dreifächrig, doch nur ein Fach fertil. Die Kronröhre ist basal oft ausgesackt oder gespornt (Abb. **106**d). Der Kelch bildet zur Blütezeit einen winzigen Saum (Abb. **106**e). Erst zur Fruchtzeit wird er in vielfältiger Weise funktionell: entweder entrollt er sich zu einem gefiederten Pappus *(Valeriana, Kentranthus)* (Abb. **106**f) oder diffe-

renziert sich zu einem Haut- oder Hakensaum *(Fedia, Valerianella)* an den durchweg trockenen Schließfrüchten. Anemo-, Zoo- und Hydrochorie kommen vor.

Bei den mehrheitlich mediterranen und krautigen **Dipsacaceae** (Kardengewächsen) ist das Ovar nur noch einfächrig, zudem befindet sich außerhalb des Kelches noch ein Außenkelch. Beide, Kelch und Außenkelch, sind oft an der Fruchtdifferenzierung – wie bei den *Valerianaceae* durchweg Nußfrüchte – mitbeteiligt, als häutiger Saum bei *Scabiosa* (Abb. **106**i), als Pappus bei *Pterocephalus*. *Knautia* (Witwenblume) bildet an der Fruchtbasis ein Elaiosom aus, *Dipsacus* (Karde) hat dornige Tragblätter. Ein weiteres Charakteristikum der Familie stellen die kopfig zusammengerückten Blüten dar, die von einem gemeinsamen Involucrum umgeben werden (Abb. **106**g, h). Als Hauptbestäuber wirken Bienen und Schmetterlinge, einige Unkräuter sind autogam.

Literatur

Ernet, D. 1977: Blütenbau und Fortpflanzungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia (Valerianaceae)*. Plant Syst. Evol. 128: 1–22.

– 1978: Fruchtbau und Verbreitungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia (Valerianaceae)*. – do. 130: 85–126.

Greger, J., Ernet, D. 1971: Flavonoide und Systematik der *Valerianaceae*. – Naturwissenschaften 58: 416–417.

Verlaque, R. 1977: Rapports entre les *Valerianaceae*, les *Morinaceae* et les *Dipsacaceae*. – Bull. Soc. Bot. France 124: 475–482.

– 1977: Importance du fruit dans la détermination des *Dipsacaceae*.– do. 124: 525–527.

Weberling, F. 1977: Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Haarformen der *Dipsacales*. – Beitr. Biol. Pfl. 53: 61–89.

– 1978: Monographie der Gattung *Nardostachys* DC. *(Valerianaceae)*. – Bot. Jahrb. Syst. 99: 188–221.

Ordnung Campanulales

Die *Campanulales* sind gekennzeichnet durch ein unterständigees Ovar, ein auch bei zygomorphen Vertretern isomeres (5zähliges) Androecium, durch eine Tendenz zu sekundärer Pollenpräsentation am Griffelende (bei *Stylidiaceae* primär am Griffelende) mit einem Fegbürstenmechanismus (oft mit postgenital vereinigten Antheren) und Proterandrie, durch die Tendenz zu median einseitig „aufgeschlitzten" Kronröhren, durch die mehrfache Tendenz zur Pseudanthienbildung (gipfelnd in raffinierten Elaborationen bei den *Compositae)*, biochemisch durch das Vorkommen von Inulin und Polyacetylenen. Aus biochemischen Gründen vor allem werden engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Umbelliflorae* angenommen (ätherische Öle, Polyacetylene, Sesquiterpen-Lactone).

Die **Campanulaceae** (Glockenblumengewächse) bestehen vorwiegend aus krautigen Pflanzen in gemäßigten und subtropischen Regionen.

Die meist 5zähligen Blüten mit 5-, 3- oder häufig 2zähligem Gynoecium sind entweder radiärsymmetrisch **(Campanuloideae)** (Abb. **106**m) oder zygomorph und lippenblütenartig, mit Resupination **(Lobelioideae)** (Abb. **106**r, s). Es bestehen Evolutionstendenzen einerseits zu großen Einzelblüten *(Campanula*-Arten, *Canarina)*, andererseits zu klein- und vielblütigen Ähren *(Phyteuma*, Abb. **106**n) oder Köpfchen mit Pseudanthienansätzen *(Iasione*, mit Involucrum) und Übergang von der Monotelie zur Polytelie. Weit verbreitet in der Familie ist der bereits erwähnte Fegbürstenmechanismus. Dabei werden in den proterandrischen Blüten die Antheren auf das Griffelende entleert und der Pollen hier präsentiert. Die Narbenlappen entfalten sich erst später. Die Antheren umschließen dabei als Hohlzylinder den durchwachsenden Griffel und liegen ihm dicht an. Der Hohlzylinder wird entweder durch Filamentturgeszenz *(Campanula*, Abb. **106**k–m), durch die postgenital verwachsenen Petalen-Enden *(Phyteuma* Abb. **106**o–p) oder durch postgenitale Verwachsung der Antheren selbst bewirkt *(Iasione)*. Aufwärts gerichtete „Fegehaare" auf dem Griffel, die vielfach rückziehbar sind, befördern die Pollenpräsentation. Die artenreicheren *Lobelioideae* zeigen einen Fächer von Adaptationen an verschiedene Bestäuber mit vielfältigen Konvergenzen (Bienen, Tagfalter, Schwärmer, Vögel, Fledermäuse). In afrikanischen Gebirgen kommen riesenrosettige, bis über 5 m hohe Lobelien vor. Die Früchte der *Campanulaceae* sind Kapseln (mehrfach Lochkapseln, Abb. **106**q, t) oder Beeren. Anatomisch ist das Vorkommen gegliederter Milchröhren bemerkenswert.

Die **Goodeniaceae**, eine australische Familie von Sträuchern und Kräutern, hat wie die *Lobelioideae* meist einseitig „aufgeschlitzte" Blütenröhren, wobei jedoch der Schlitz adaxial (nicht abaxial) liegt (Abb. **106**v). Damit fehlt auch die Blütenresupination. Besonders charakteristisch ist ein behaarter Becher an der Griffelspitze, der die Narbe umschließt. In der Knospe sammelt er den eigenen Pollen, im weiblichen Stadium streifen die Haare Pollen vom Körper der Bestäuber (Bienen) ab. Fruchtformen sind vielfältig.

Bei den ebenfalls meist australischen, krautigen **Stylidiaceae** sind die (nur 2) Stamina und der Griffel miteinander zu einer gemeinsamen Säule (Gynostemium) vereint. Bei *Stylidium* ist die Säule sensitiv und kann bei einem Blütenbesuch rasch nach hinten schnellen und dadurch den Körper des Bestäubers berühren („trigger plants"), anschließend bewegt sie sich langsam wieder zurück (Abb. **106**u). Früchte sind meist Kapseln.

Die südamerikanischen, krautigen **Calyceraceae** sind gekennzeichnet durch radiärsymmetrische, kleine Blüten, die in kopfigen, von einem Involucrum umgebenen Infloreszenzen sitzen (Abb. **106**w). Die

Antheren sind oft postgenital miteinander zu einer Röhre verwachsen. Bei den Nußfrüchten spielen die sich vergrößernden und verhärtenden Kelchzähne mit eine Rolle (Kletten) (Abb. **106**x).

Die **Compositae** (*Asteraceae,* Korbblütler) sind mit 20 000 Species die artenreichste Familie der Dikotylen. Von weltweiter Verbreitung haben sie vor allem offene, trockene Gebiete der gemäßigteren Regionen und der tropischen Gebirge erobert. Kräuter, aber auch Sträucher und seltener Bäume (Schopfbäume: *Espeletia, Senecio*-Arten, Abb. **107**o) kommen vor. Trotz der großen Artenzahl erscheinen die reproduktiven Organe recht einheitlich. Charakteristisch sind die korbförmigen, meist vielblütigen Blütenstände mit Involucrum, die als ganzes eine Blüte imitieren (Abb. **107**a, p). Der Kelch ist rückgebildet, vielfach durch einen Haarkranz (Pappus) ersetzt, der zur Fruchtzeit zumeist als Flugapparat (Abb. **107**f, h, i), seltener als Kletteinrichtung *(Bidens,* Zweizahn, Abb. **107**k; *Nablonium,* Abb. **107**n) fungiert. Das dimere Gynoecium ist einfächrig mit einer grundständigen Samenanlage und zeigt eine zweilappige Narbe. Die Frucht ist fast immer nußartig („Achäne"), sehr selten steinfruchtartig *(Chrysanthemoides)* differenziert. Bei der echten Klette *(Arctium)* und der Spitzklette *(Xanthium,* Abb. **107**l) ist dagegen das Involucrum als Klettorgan ausgebildet.

Differenzierung von verschiedenen Blütentypen im Blütenstand vervollkommnet das Pseudanthium. Von den beiden Unterfamilien haben die **Cichorioideae** *(Liguliflorae)* (z. B. *Cichorium*, Abb. **107**a, b, *Taraxacum,* Löwenzahn) nur einen Blütentyp: extrem zygomorphe, einlippige „Zungenblüten", wobei die Lippe von den 5 einseitig miteinander verwachsenen Petalen gebildet wird (ähnlich wie bei den *Goodeniaceae)*. Die **Asteroideae** *(Tubuliflorae)* (z. B. *Leucanthemum,* Margerite, Abb. **107**c) dagegen zeigen vielfach 2 Blütentypen: (1) periphere Zungenblüten, wobei hier jedoch die Lippe meist nur aus 3 einseitig miteinander verwachsenen Petalen gebildet wird, während die restlichen 2 reduziert an der Basis zu finden sind oder fehlen (ähnlich *Lobelioideae* der *Campanulaceae)* (Abb. **107**d), (2) zentrale, radiärsymmetrische Röhrenblüten (ähnlich *Campanuloideae* und *Calyceraceae)* (Abb. **107**e–g). Bei vielen *Asteroideae* enthalten die Köpfchen nur Röhrenblüten. *Centaurea* (Flockenblume) hat trichterförmige Randblüten (Abb. **107**p). Oft sind die Zungenblüten der *Asteroideae* rein weiblich, seltener geschlechtslos, die Röhrenblüten dagegen zwittrig. Wenn die Zungenblüten weiblich sind, wird das Pseudanthium – trotz der Proterandrie der Zwitterblüten – funktionell proterogyn, da die Zungenblüten als äußerste Blüten des Blütenstandes sich zuerst öffnen. Damit wird Fremdbestäubung gefördert.

Weit verbreitet ist ein ähnlicher Fegbürstenmechanismus wie bei den *Campanulaceae* (Antheren postgenital verwachsen; Fegehaare am

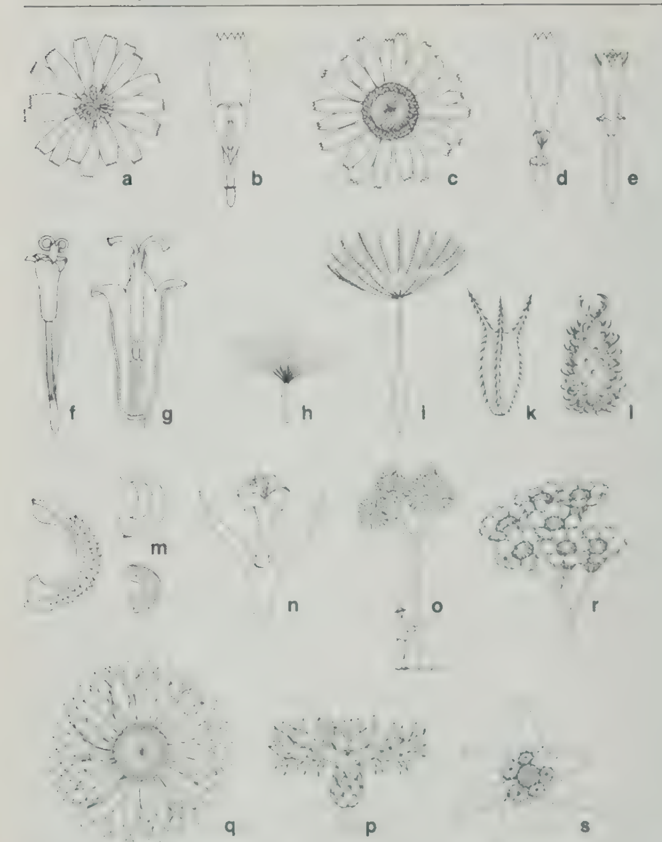


Abb. 107 *Compositae*. – **a–b)** *Cichorium intybus*. a. Körbchen. b. Blüte. **c)** *Leucanthemum vulgare*, Körbchen. **d–e)** *Leucanthemopsis alpina*. d. Zungenblüte. e. Röhrenblüte. **f–g)** *Senecio squalidus*. **h)** *Senecio vulgaris*, Frucht. **i)** *Tragopogon dubius*, Frucht. **k)** *Bidens tripartitus*, Frucht. **l)** *Xanthium orientale*, Diaspore, 2 Früchte einschließend. **m)** *Calendula officinalis*, 3 verschiedene Früchte eines Körbchens (Heterokarpie). **n)** *Nablonium calyceroides*, Frucht. **o)** *Senecio johnstonii*, blühender Schopfbaum. **p)** *Centaurea cyanus*, Blütenstand. **q)** *Helipterum roseum*, Blütenstand. **r)** *Achillea* x *kellereri*, Blütenstand. **s)** *Leontopodium alpinum*, Blütenstand (d, e nach Hegi, f, g nach Proctor u. Yeo, h–n, nach Hoffmann, o nach Oliver).

Griffel bei vielen *Cichorioideae*, bei *Asteroideae* meist fehlend oder lokal beschränkt (Abb. **107**g).

Anstelle von Zungenblüten können auch Blätter des Involucrums farbig und strahlend differenziert sein (z. B. Silberdistel: *Carlina*

acaulis; Strohblumen: *Helipterum,* Abb. **107**q). In verschiedenen Gruppen treten mehrere Köpfchen zu einem Pseudanthium höherer Ordnung zusammen, wobei nur an dessen Peripherie Zungenblüten ausgebildet werden *(Syncephalanthus)* oder peripher anstelle von Zungenblüten Involucralblätter *(Myriocephalus)* oder weiter unten stehende Hochblätter farbig geworden sind *(Leontopodium,* Edelweiß, Abb. **107**s). Überhaupt besteht bei manchen Gruppen eine Tendenz zur Ausbildung kleiner, wenigblütiger Köpfchen, die dafür zahlreich in dichten Verzweigungssystemen stehen. Das gilt etwa für die doldenartigen Aggregate der Schafgarbe *(Achillea,* Abb. **107**r), die damit im Gegensatz steht zu den großen, reichblütigen, einfachen Köpfen etwa der Sonnenblume *(Helianthus).*

Die Blütenstände der *Compositae* sind im blütenbiologischen Stil vielfach nicht stark spezialisiert, der Kreis der Bestäuber relativ groß. Selten kommen elaborierte Vogelblumen vor *(Mutisia).* Auch an Windblütigkeit haben sich einige wenige Gruppen angepaßt *(Artemisia-*Arten, *Xanthium, Ambrosia);* besonders *Ambrosia* weist dabei stark vereinfachte, unscheinbare Blüten und „Körbchen" auf. Es gibt jedoch sonst eine ganze Reihe fortpflanzungsbiologischer Besonderheiten, mit denen z. T. der Artenreichtum der Familie zusammenhängt. In verschiedenen Gattungen tritt oft Apomixis auf, die zu unübersichtlichem Formenreichtum geführt hat (z. B. *Hieracium:* Habichtskraut; *Taraxacum:* Löwenzahn). Niedrige Chromosomenzahlen fallen auf; so hat *Haplopappus* gracilis mit $n = 2$ die überhaupt niedrigste unter den Angiospermen. Heterokarpie kommt in verschiedenen Gattungen vor (z. B. *Calendula:* Ringelblume). Dabei unterscheiden sich die Früchte innerhalb eines Körbchens in ihrer Morphologie und Verbreitungsweise oder in der Keimungsphysiologie (Abb. **107**m).

Anatomisch ist das Vorkommen von Milchröhren oder -zellen bemerkenswert (wie bei *Campanulaceae)* oder das Auftreten von schizogenen Ölbehältern. Neben zahlreichen Zierpflanzen gibt es auch Nahrungs- und andere Nutzpflanzen, z. B. *Helianthus tuberosus* (Topinambur), *Matricaria* (Kamille), *Cichorium intybus* (Zichorie), *Lactuca sativa* (Lattich, Kopfsalat), *Taraxacum bicorne* (ein Kautschuklieferant).

Systematisch zeigen die *Compositae* vielfältige Beziehungen zu den *Campanulaceae, Goodeniaceae* und *Calyceraceae.* In allen diesen Familien sind ähnliche, parallele Evolutionstendenzen aufgetreten, unter denen solche mit den *Calyceraceae* besonders nahe erscheinen (Involucrum, einsamige Ovarien, postgenital verwachsene Antheren, in den Dienst der Fruchtverbreitung gestellt Kelche (z. B. Abb. **106**x, **107**n). Aber auch zwischen den *Cichorioideae* und *Campanuloideae* gibt es zahlreiche besondere Übereinstimmungen.

Literatur

Carlquist, S. 1976: Tribal relationships and phylogeny of the *Asteraceae*. – Aliso 8: 465–492.

– 1979: *Stylidium* in Arnhem Land: New species; modes of speciation on the Sandstone Plateau, and comments on floral mimicry. – do. 9: 411–461.

Dunbar, A. 1973: Pollen ontogeny in some species of *Campanulaceae*. – Bot. Not. 126: 277–315.

Cronquist, A. 1977: The *Compositae* revisited. – Brittonia 29: 137–152.

Ehrendorfer, F. et al. 1977: Chromosome banding and synthetic systematics in *Anacyclus (Asteraceae – Anthemideae)*. – Taxon 26: 387–394.

Findlay, G. P., Findlay, N. 1975: Anatomy and movement of the column of *Stylidium*. – Austral. J. Plant Physiol. 2: 597–621.

Grau, J. 1980: Die Testa der *Mutisieae* und ihre systematische Bedeutung. – Mitt. Bot. München 16: 269–332.

Heywood, V. H. et al. (eds.) 1978: The biology and chemistry of the *Compositae* 2 Vols. – Acad. Press. London.

Leins, P., Gemmeke, V. 1979: Infloreszenz- und Blütenentwicklung bei der Kugeldistel *Echinops exaltatus (Asteraceae)*. – Plant Syst. Evol. 132: 189–204.

Leppik, E. E. 1970: Evolutionary differentiation of the flower head of the *Compositae* II. – Ann. Bot. Fenn. 7: 325–352.

Merxmüller, H., Grau, J. 1977: Fruchtanatomische Untersuchungen in der *Inula*-Gruppe *(Asteraceae)*. – Publ. Cairo Univ. Herb. 7/8: 9–20.

Shetler, S. G. 1979: Pollen collecting hairs of *Campanula (Campanulaceae)* I. Historical review. – Taxon 28: 205–215.

Shulkina, T. V. 1981: The significance of life-form characters for systematics, with special reference to the family *Campanulaceae*. – Plant Syst. Evol. 136: 233–246.

Vogel, St. 1980: Florengeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse. – Rhein.-Westf. Akad. Wiss. Vortr. N 291.

Wagenitz, G. 1976: Systematics and phylogeny of the *Compositae (Asteraceae)*. – Plant Syst. Evol. 125: 29–46.

Klasse

Monocotyledoneae (Liliatae)

Einkeimblättrige Decksamer

Eine Gegenüberstellung der Klasse mit den *Dicotyledoneae* findet sich in Tab. 1 (S. 147).

Literatur

Brickell, C. D. et al. (eds.) 1980: Petaloid Monocotyledons. Horticultural and Botanical Research. – Linn. Soc. Symp. Ser. 8. – Academic Press, London.

Burger, W. C. 1977: The *Piperales* and the Monocots – alternate hypotheses for the origin of Monocotyledonous flowers. – Bot. Rev. 43: 345–393.

Clifford, H. T. 1977: Quantitative studies of inter-relationships amongst the *Liliatae*. – Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 77–95.

Clifford, H. T., Williams, W. T. 1980: Interrelationships amongst the *Liliatae*: A graph theory approach. – Austral. J. Bot. 28: 261–268.

Dahlgren, R., Clifford, H. T. 1981: The Monocotyledons. A comparative study. – Bot. Systematics 2. – Academic Press, London.

Daumann, E. 1970: Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. – Fedde Rep. 80: 463–590.

Doyle, J. A. 1973: Fossil evidence on early evolution of the Monocotyledons. – Q. Rev. Biol. 48: 399–413.

El-Gazzar, A., Hamza, M. K. 1975: On the Monocots – Dicots distinction. – Publ. Cairo Univ. Herb. 6: 15–28.
Fisher, J. B., French, J. C. 1978: Internodal meristems of Monocotyledons: Further studies and a general taxonomic summary. – Ann. Bot. 42: 41–50.
Guignard, J.-L. 1975: Du cotylédon des Monoctoylédones. – Phytomorphology 25: 193–200.
Huber, H. 1977: The treatment of the Monocotyledons in an evolutionary system of classification. – Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 285–298.
Kaplan, D. R. 1975: Comparative developmental evaluation of the morphology of unifacial leaves in the Monocotyledons. – Bot. Jahrb. Syst. 95: 1–105.
Tomlinson, P. B. 1970: Monocotyledons – towards an understanding of their morphology and anatomy. – In: Preston, R. D. (ed.): Advances in Botanical Research, p. 207–309. – Academic Press, New York.
Wagner, P. 1977: Vessel types of the Monocotyledons: A survey. – Bot. Not. 130: 383–402.
Weber, A. 1980: Die Homologie des Perigons der Zingiberaceen. Ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie des Monokotylen-Perigons. – Plant Syst. Evol. 133: 149–179.
Zimmermann, M. H., Tomlinson, P. B. 1972: The vascular system of Monocotyledonous stems. – Bot. Gaz. 133: 141–155.

Unterklasse **Alismatidae**

Von allen Monokotylen zeigen die *Alismatidae* die größte Affinität zu den Dikotylen, und zwar zu den *Magnoliidae,* und unter ihnen besonders zu den *Nymphaeales* (und *Ranunculales),* mit ihren 3zähligen Blüten, der häufigen Apokarpie, Tendenz zu laminaler Plazentation, Tendenz zu starker Vermehrung der Karpelle bei Einsamigkeit, Tendenz zur Polyandrie und dem Vorherrschen von Wasserpflanzen.

Ordnung Helobiae (Alismatales)

Die *Helobiae* bilden eine ökologisch einheitliche Gruppe, die fast ausschließlich Wasser- und Sumpfpflanzen umfaßt. Als einzige Samenpflanzen kommen sogar mehrere ganz marine Gattungen vor (aus den Familien *Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae* und *Zannichelliaceae).* Tracheen fehlen überall in den Achsen und Blättern, nicht aber in den Wurzeln bei einigen Gruppen. In den Blattachseln stehen meist schleimsezernierende Schüppchen (Intravaginalschuppen). Im Blütenbau herrscht eine große Vielfalt. Bei den über Wasser (emers) blühenden Arten stehen die Blütenorgane oft in 3zähligen Quirlen. Gelegentlich sind Stamina oder Karpelle stark vermehrt. Entomo- und Anemophilie sind verbreitet. Besonders bemerkenswert erscheinen jedoch Adaptationen an eine Bestäubung auf der Wasseroberfläche oder gar unter Wasser. Dabei sind starke Um- und Rückbildungen in der Blütenstruktur erfolgt. Die unter Wasser (submers, auch submarin!) blühenden Gruppen zeigen die am stärksten reduzierten Blüten. Apokarpie kommt häufig neben Synkarpie vor. Auffällig ist eine Tendenz

zu laminaler Plazentation und (in anderen Gruppen) zu extrem schlauchförmigen Karpellen. Die Samenanlagen sind bitegmisch und crassinucellat, das Endosperm meist helobial.

Zu den **Alismataceae** (Froschlöffelgewächsen) gehören weitverbreitete Sumpf- und Wasserpflanzen. Ihre Blüten sind aus Dreierquirlen



Abb. 108 *Alismatidae*. – **a)** *Alisma lanceolatum*, Blüte. **b)** *A. plantago-aquatica*, Blütendiagramm. **c–d)** *Butomus umbellatus*. c. Blüte. d. Gynoecium-Querschnitt. **e–f)** *Hydrocleys nymphoides*. e. Blüte. f. Schwimmblatt. **g–i)** *Vallisneria spiralis*. g. Weibliche und männliche Pflanze, auf der Wasseroberfläche männliche Blüten schwimmend. h. Weibliche Blüte. i. Männliche Blüte. **k)** *Aponogeton distachyum*, Blütenstand. **l–m)** *Triglochin maritimum*. l. Blüte, weibliches Stadium. m. Blüte, männliches Stadium. **n)** *Potamogeton natans*, Blütenstand. **o)** *P. crispus*, Blüte. **p)** *Zostera marina*, Ausschnitt aus Blütenstand und Spatha, männliche Blüten verborgen, weibliche mit exponierten Narben. **q)** *Zannichellia palustris*, weibliche Blüte. **r–t)** *Hexuris caudata*. r. Männliche Blüte. s. Weibliche Blüte. t. Karpell. (b nach Buchenau, d nach Eichler, g–i nach Proctor u. Yeo, k, o,-q nach Cook, p nach van Cock, r–t nach Schumann).

aufgebaut: 3 Sepalen und 3 Petalen umgeben ein oft sekundär stark vermehrtes Androecium und Gynoecium (Abb. **108**a, b). Dabei sind die (fast epeltaten) Karpelle frei und enthalten meist nur eine Samenanlage. Sie entwickeln sich zu Nüßchen. Nektar wird an der Basis der Karpelle, teilweise auch der Stamina und Petalen sezerniert. Im ganzen gleichen die Blüten oberflächlich jenen von *Ranunculus*-Arten. Auch die Art und Weise der Plazentation stimmt mit ihnen überein. Die reichblütigen Blütenstände sind stockwerkartig aufgebaut. Milchsaft kommt verbreitet vor.

Die meist tropischen **Butomaceae** (Schwanenblumengewächse) unterscheiden sich von den *Alismataceae* vor allem durch die zahlreichen, laminal-diffus stehenden Samenanlagen je Karpell (Abb. **53**g, **108**c–f). Die (epeltaten) Karpelle entwickeln sich zu Balgfrüchtchen. Die doldenartigen Blütenstände sind aus Schraubeln zusammengesetzt. Auch hier wird Nektar an der Basis der Karpellflanken gebildet. Durch schwache basale Synkarpie kommt es zudem zu kurzen Septalnektarien. *Butomus umbellatus* ist als einziger Vertreter im gemäßigten Eurasien verbreitet.

Die ebenfalls vorwiegend in warmen Gebieten vorkommenden **Hydrocharitaceae** (Froschbißgewächse) zeichnen sich durch eingeschlechtige Blüten aus. Ihr Ovar ist unterständig mit parietaler und ebenfalls laminal-diffuser Plazentation. Bei emers blühenden, entomophilen Arten wird Nektar an Staminodien sezerniert; hier sind die Blüten mittelgroß und auffällig, dagegen bei den folgenden Gruppen der Familie sehr klein und unscheinbar. Bei verschiedenen Gattungen erfolgt die Bestäubung auf der Grenzfläche zwischen Luft und Wasser. Vielfach lösen sich die männlichen Blüten von der Pflanze ab, steigen auf und fahren wie Segelschiffchen umher, wobei sie auf weibliche Blüten stoßen und sie bestäuben (z. B. *Elodea:* Wasserpest und *Vallisneria:* Wasserschraube, die beide als Aquarienpflanzen bekannt sind, Abb. **108**g–i). Die marinen Gattungen blühen *unter* Wasser. Die Pollenkörner werden wie Krötenlaichschnüre zusammenhängend in einer Gallerte entlassen und können sich so an die Narben weiblicher Blüten ankleben (z. B. *Thalassia).* Bei einigen *Hydrocharitaceae* kommt auch Autogamie vor.

Bei den meist tropisch afrikanischen und malegassischen, wasserbewohnenden **Aponogetonaceae** haben die noch zwittrigen Blüten ein einfaches, optisch auffälliges Perianth. Jedes der freien Karpelle enthält einige wenige Samenanlagen. Die Blüten sitzen in Ähren (Abb. **108**k). Die Pflanzen blühen über der Wasseroberfläche und sind wohl entomophil. Die Früchte entwickeln sich zu Bälgen. Sekretschläuche kommen vor. Als Aquarienpflanze berühmt ist *Aponogeton fenestralis* (Gitterpflanze) aus Madagaskar mit ihren durch Gewebeauflösung durchlöcherten Blattspreiten.

Die **Juncaginaceae** haben nur eine, meist aufrechte, anatrope Samenanlage je Karpell. Die Karpelle sind ± verwachsen und ascidiat. Bei der Reife separieren sie sich zu Nüßchen. Die Blütenhüllorgane sitzen hinten auf den Staubfäden (als „Konnektivschuppen"). Anemophilie herrscht vor. Auch hier sind Sekretschläuche vorhanden. Die weitverbreitete Gattung *Triglochin* (Dreizack) ist auch in Mitteleuropa vertreten (Abb. **108**l, m).

Die **Potamogetonaceae** (Laichkrautgewächse) unterscheiden sich von den nahe verwandten *Juncaginaceae* durch hängende, orthotrope Samenanlagen und freie Karpelle. Die Karpelle sind jedoch ebenfalls ausgeprägt ascidiat. Neben Windbestäubung *(Potamogeton*, Abb. **108**n, o) kommt hier wiederum Bestäubung durch Wasser vor, besonders bei den Seegräsern *(Posidonia, Zostera, Phyllospadix)*. Diese zeichnen sich durch fadenförmigen Pollen aus. *Zostera* ist als einzige unter den submarin blühenden Gattungen der *Helobiae* auch in Europa vertreten (Abb. **108**p).

Alle **Zannichelliaceae** (Teichfadengewächse) sind submerse, hydrogame Pflanzen des Süßwassers, Brackwassers oder Salzwassers. Von den *Potamogetonaceae* unterscheiden sie sich durch eingeschlechtige Blüten und cymöse Blütenstände. Auch hier kommen extrem ascidiate Karpelle vor (Abb. **108**q). Im Meer leben die Gattungen *Cymodocea, Amphibolis* und *Diplanthera*, auch sie mit fadenförmigen Pollen. Die kosmopolitische Gattung *Zannichellia* im Süß- und Brackwasser dagegen hat kugelige Pollen.

Bei den ebenfalls durchweg submersen und hydrogamen **Najadaceae** (Nixenkrautgewächsen) sind die Blätter im Gegensatz zu den *Zannichelliaceae* gegenständig, die Samenanlage sitzt basal und ist anatrop. Ihre Blüten sind noch mehr vereinfacht. Einige *Najas*-Arten (Nixenkraut) kommen auch in europäischen Seen und im Brackwasser vor.

Literatur

Argue, Ch. L. 1976: Pollen studies in the *Alismataceae* with special reference to taxonomy. – Pollen Spores 18: 161–201.

De Cock, A. W. A. M. 1980: Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L. – Aquat. Bot. 9: 201–220.

Ducker, S. C., Knox, R. B. 1976: Submarine pollination in seagrasses. – Nature 263: 705–706.

Ducker, S. C. et al. 1978: Biology of Australian seagrasses: Pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum (Cymodoceaceae)*. – Austral. J. Bot. 26: 265–285.

Den Hartog, C. 1970: The sea-grasses of the world. – North-Holland Publ. Amsterdam.

Kaul, R. B. 1970: Evolution and adaptation of inflorescences in the *Hydrocharitaceae*. – Amer. J. Bot. 57: 708–715.

– 1976: Conduplicate and specialized carpels in the *Alismatales*. – Amer. J. Bot. 63: 175–182.

– 1978: Morphology of germination and establishment of aquatic seedlings in *Alismataceae* and *Hydrocharitaceae*. – Aquat. Bot. 5: 139–147.

Leins, P., Stadler, P. 1973: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am An-

droeceum der *Alismatales*. – Oesterr. Bot. Z. 121: 51–63.
Pettitt, J. M. 1980: Reproduction in seagrasses: Nature of the pollen and receptive surface of the stigma in the *Hydrocharitaceae*. – Ann. Bot. 45: 257–271.
Pettitt, J. M., Jermy, A. C. 1975: Pollen in hydrophilous Angiosperms. – Micron 5: 377–405.
Pettitt, J. M. et al. 1981: Submarine pollination. – Sci. Amer. 244, 3: 92–101.
Posluszny, U., Tomlinson, P. B. 1977: Morphology and development of floral shoots and organs in certain *Zannichelliaceae*. – Bot. J. Linn. Soc. 75: 21–46.
Sattler, R., Singh, V. 1978: Floral organogenesis of *Echinodorus amazonicus* Rataj and floral construction of the *Alismatales*. – Bot. J. Linn. Soc. 77: 141–156.
Wilder, G. J. 1975: Phylogenetic trends in the *Alismatidae (Monocotyledoneae)*. – Bot. Gaz. 136: 159–170.

Ordnung Triuridales

Die *Triuridales* bilden eine kleine Ordnung mit nur einer Familie **Triuridaceae** von zarten Kräutern tropischer Regenwälder. Das Besondere an ihr ist, daß sie vielleicht als einzige Angiospermenfamilie ganz aus mycoparasitischen Arten besteht. Die meist eingeschlechtigen, winzigen Blüten haben oft geschwänzte Tepalen und 2–6 Stamina oder 6 bis zahlreiche, freie, einsamige Karpelle (Abb. **108**r–t). Die grundständige Samenanlage ist anatrop, bitegmisch und tenuinucellat. Systematisch steht die Gruppe isoliert. Wegen ihrer Apokarpie wird sie oft an die Seite der *Helobiae* gestellt. Doch ist die nahe Verwandtschaft nicht gesichert.

Literatur

Furman, T. E., Trappe, J. 1971: Phylogeny and ecology of mycotrophic achlorophyllous Angiosperms. – Quart. Rev. Biol. 46: 219–225.

Unterklasse Commelinidae

Die Gruppe zeichnet sich aus durch ein synkarpes, teils durch Reduktion pseudomonomeres Gynoecium mit stärkereichem Endosperm, ein in Kelch und Krone differenziertes oder reduziertes Perianth. Die oberirdischen Organe weisen fast immer Tracheen auf (außer *Zingiberales* und z. T. *Bromeliales)*. Silikatkörper kommen vor, dagegen fehlen meist Oxalat-Raphiden. In verschiedenen Ordnungen besteht eine ausgeprägte Adaptation an Anemogamie, gekoppelt mit Perianthreduktion, trockenhäutigen Hochblättern und pseudomonomerem (oder monomerem) Gynoecium. Nektarien fehlen außer bei *Bromeliales* und *Zingiberales*. Die *Commelinidae* sind meist krautige Pflanzen, sehr selten kleine Bäume, oft von grasartigem Habitus mit schmallinealen Blättern, vielfach an feuchten Standorten, einige jedoch auch an Trockenstandorte angepaßt (z. B. *Bromeliaceae)*. Systematische Beziehungen bestehen zu den *Liliidae*.

Ordnung Commelinales

Die entomophilen Blüten haben meist grüne Sepalen und farbige, vergängliche Petalen. Gewöhnlich gilt die Blütenformel K 3 C 3 A 3+3 G (3). Die *Eriocaulaceae* und besonders die windblütigen *Restionaceae* zeichnen sich dagegen durch stärker reduzierte Blüten aus. Die Samenanlagen sind oft orthotrop oder hemitrop, bitegmisch und meist crassinucellat (tenuinucellat bei *Eriocaulaceae* und einigen *Commelinaceae*). Als näher verwandt mit der Ordnung erweisen sich die *Graminales* und *Bromeliales*.

Die **Commelinaceae** bilden eine vorwiegend tropisch-subtropische Familie von oft etwas sukkulenten Kräutern, die meist in feuchten Gebieten vorkommen. Die Blüten stehen vielfach in aus gestauchten Wickeln zusammengesetzten Thyrsen. Besonders plastisch erscheint das Androecium: Oft sind nicht alle Stamina einer Blüte gleich differenziert (Heterantherie), womit auch Blütenzygomorphie parallel geht (Abb. **109**a, b). Das Androecium zeigt dann auffällige Futterantheren mit sterilem Pollen oder „Schaustaminodien" ohne Pollen neben unscheinbaren, fertilen Antheren. Die Antheren springen mit Längsrissen auf, selten mit Poren. Die Filamente sind manchmal mit langen Haaren besetzt. Ganz asymmetrische Blüten bildet *Cochliostema* aus (Abb. **109**c). Nur selten kommt Heterostylie vor. Die Früchte stellen gewöhnlich loculicide Kapseln mit wenigen Samen dar. Eigentümlich ist die „Embryostega": Durch Einschnürung des Nucellus entsteht ein etwas abgegliederter Teil, der später den Embryo enthält und bei der Keimung sich als Deckel vom Samenrest ablöst. Als Zierpflanzen sind Arten der Gattungen *Commelina*, *Tradescantia* und *Zebrina* bekannt.

Bei den meist südamerikanischen, grasartigen **Xyridaceae** stehen die oft gelben und wie bei den *Commelinaceae* sehr hinfälligen Blüten in einfachen Ähren (Abb. **109**d).

Die nahe verwandten, ebenfalls hauptsächlich südamerikanischen **Rapateaceae** dagegen haben aus Ährchen zusammengesetzte Blütenstände mit poriziden Antheren.

Die **Eriocaulaceae** stehen etwas isolierter von den 3 vorhergehenden Familien. Sie sind pantropische Kräuter, in der Südhemisphäre jedoch auch in gemäßigten Regionen vertreten, meist Sumpf- und Wasserpflanzen. Die winzigen, eingeschlechtigen Blüten sitzen zahlreich und dicht in Körbchen, die oft von weißen, z. T. strahlenden Hüllblättern umgeben werden (Abb. **109**e). Die *Eriocaulaceae* wurden deshalb auch etwa als „Korbblütler der Monokotylen" bezeichnet. Die Petalen sind oft stark verwachsen. Der Pollen zeichnet sich aus durch eine Spiralfurche.

Die südhemisphärischen (meist australischen und südamerikanischen) **Restionaceae** weisen noch stärker reduzierte, eingeschlechtige Blüten auf. Kronblätter und oft auch Kelchblätter fehlen. Das Ovar ist im

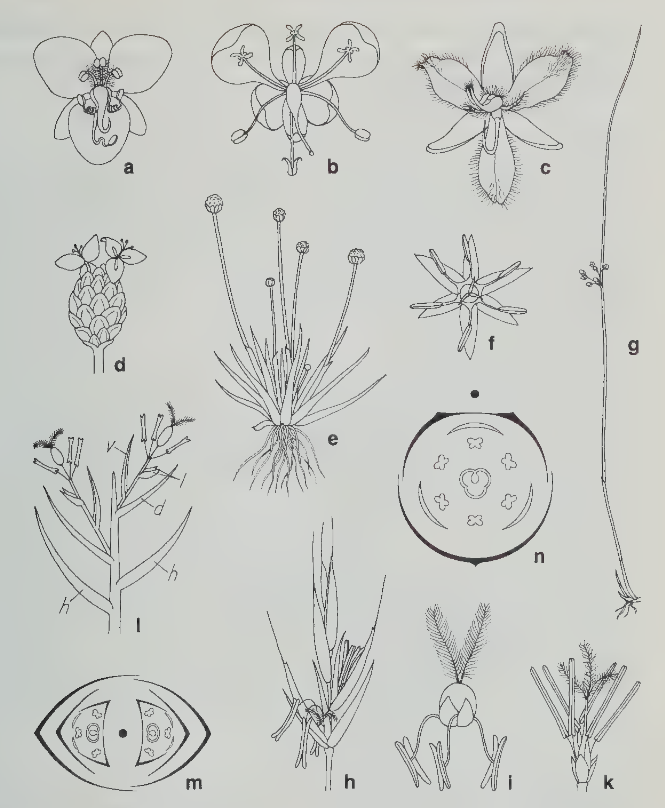


Abb. 109 *Commelinales, Juncales, Graminales.* – **a–c)** Blüten von *Commelinaceae* mit Androecialelaborationen. a. *Tinantia erecta.* b. *Commelina benghalensis.* c. *Cochliostema odoratissimum.* **d)** *Xyris laxiflora,* Blütenstand. **e)** *Eriocaulon modestum,* Pflanze. **f)** *Luzula nivea,* Blüte. **g)** *Juncus filiformis,* Sproß mit Blütenstand. **h)** *Bromus erectus,* Ährchen. **i)** *Triticum* spec., Blüte. **k)** *Sasa palmata,* Blüte. **l)** Aufrißdiagramm eines 2blütigen Grasährchens. h: Hüllspelze, d: Deckspelze, v: Vorspelze, l: Lodiculae. **m)** Grundrißdiagramm eines 2blütigen Grasährchens. **n)** *Arundinaria* spec., Blütendiagramm. (b nach Schönland, d nach Martius, e nach Cook, g nach Hess et al., i nach Engler-Diels, k nach Lin, l nach Firbas, m nach Hackel, n nach Clifford).

Unterschied zu den *Gramineae* gefächert, bei den oft auftretenden pseudomonomeren Gynoecien jedoch auch nur einfächrig. Windblütigkeit herrscht vor. Früchte sind Kapseln oder einsamige Nüsse, die vom Wind verbreitet werden. Die Blüten stehen in zu komplexeren Blütenständen vereinigten Ährchen. Auch habituell erinnern die

Restionaceae stark an Gramineen, mit denen sie offenbar näher verwandt sind. Sie spielen auch in der Vegetation durch große Bestände eine ähnliche Rolle wie diese.

Literatur

Arekal, G., Ramaswamy, S. N. 1980: Embryology of *Eriocaulon hookerianum* Stapf and the systematic position of *Eriocaulaceae*. – Bot. Not. 133: 295–309.

Hochuli, P. A. 1979: Ursprung und Verbreitung der Restionaceen. – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich 124: 109–131.

Johnson, L. A. S., Briggs, B. G. 1981: Three old southern families – *Restionaceae, Myrtaceae*, and *Proteaceae*, P. 427–469 – In: Keast, A. (ed.): Ecological biogeography in Australia. – Junk, The Hague.

Ordnung Juncales

Von den *Commelinales* weichen die *Juncales* ab durch zwei gleichförmige Perianthkreise, Tetradenpollen und anatrope Samenanlagen. Neben der kleinen neotropischen Familie der **Thurniaceae** steht die größere, fast weltweit verbreitete der **Juncaceae** (Binsengewächse). Diese ist charakterisiert durch ihren gras- oder binsenartigen Habitus (Abb. **109**g) *(Prionium* ist schopfbaumartig) und kleine, unscheinbare, oft trockenhäutige und wohl meist anemophile Blüten (Abb. **109**f). Die Früchte entwickeln sich zu loculiciden Kapseln mit anemochoren *(Juncus)*, epizoochoren *(Juncus)* oder myrmecochoren Samen *(Luzula)*. Die beiden artenreichsten, auch in Mitteleuropa vertretenen Gattungen, *Juncus* (Binse) und *Luzula* (Hainsimse), unterscheiden sich durch mehrsamige gegenüber einsamigen Karpellen, sowie durch oft im Querschnitt runde, kahle Blätter mit offener Scheide gegenüber flachen, bewimperten Blättern mit geschlossener Scheide.

Literatur

Schaeppi, H. 1974 Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum einiger Juncaceen. – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich 119: 225–238.

Ordnung Graminales

Die Ordnung enthält lediglich die Familie der **Gramineae** *(Poaceae*, Echte Gräser). Mit 10 000 Arten stellt sie allerdings eine der größten Familien überhaupt dar, und bei Berücksichtigung auch noch der Rolle, welche die Gräser vielerorts in der Vegetation spielen, kann man sie zu den erfolgreichsten Angiospermenfamilien zählen. Da zudem die Getreidearten hierzu gehören und ein Großteil der Viehfutterpflanzen, hat die Familie für die Entwicklung der menschlichen Zivilisation eine hervorragende Bedeutung.

Die zweizeilig beblätterten Luftsprosse verzweigen sich meist nur in der Blütenregion. Die stielrunden Halme sind hohl mit Ausnahme der

Blattansatzstellen. Die langen Blattscheiden hüllen die meristematischen unteren Internodienteile ein, welche die Fähigkeit zu interkalarem Wachstum haben. An der Basis sind die Blattscheiden verdickt zu den sogenannten „Knoten" (Abb. **110**d). Diese Gelenkstellen vermögen Wachstumsbewegungen auszuführen, so daß sich etwa niedergelegte Halme wiederaufrichten können. Zwischen der Blattscheide und der schmalen Spreite sitzt meist ein Blatthäutchen (Ligula) (Abb. **110**e). Ein Blattstiel fehlt den krautigen Formen.

Die Blüten stehen in Ährchen (Abb. **109**h, l, m), diese wiederum sind zu komplexen Blütenständen zusammengefaßt (Ähren, Rispen, Abb. **110**a, b). Jede Blüte wird eingehüllt von einer (oft begrannten) Deckspelze (= Tragblatt) und einer Vorspelze (= adossiertes Vorblatt). Das Perianth ist dagegen reduziert und zu meist 2 kleinen Schüppchen („Lodiculae") umgebildet, welche bei der Anthese als Schwellkörper wirken, indem sie Deck- und Vorspelze auseinanderspreizen. Dann treten die meist 3 Stamina hervor, deren lange Antheren an schlaffen Filamenten hängen. Ebenso werden die meist 2 transversalen, federigen Narben exponiert, die auf dem einfächrigen, einsamigen (pseudomonomeren) Fruchtknoten sitzen (Abb. **109**i). Die Samenanlage ist hängend, bitegmisch, tenuinucellat und hemitrop.

Abweichend von diesem häufigen Blütenbau zeigen die offenbar primitiveren **Bambusoideae** (Bambusgewächse) oft noch 3 Lodiculae, 6 Stamina und 3 Narbenäste (Abb. **109**k, n). Sie sind auch vegetativ durch verholzende Halme (Bäume!) und das Vorkommen von kurzen Blattstielen ausgezeichnet. Abweichungen im Blütenbau kommen auch bei anderen Gruppen vor. So hat z. B. der Mais *(Zea mays)* nur eine, allerdings äußerst lange Narbe; der Reis *(Oryza sativa)* hat 6 Stamina; das Borstgras *(Nardus)* und das Ruchgras *(Anthoxanthum)* haben keine Lodiculae; einige *Poa*-Arten (Rispengräser) haben nur 1 Staubblatt. Bei einigen tropischen Gattungen dagegen ist die Zahl der Stamina erhöht *(Pariana* bis 21, *Ochlandra* bis 120!). Windblütigkeit herrscht vor. Nur wenige insektenblütige Gattungen sind aus tropischen Regenwaldgebieten Südamerikas bekannt geworden *(Olyreae, Parianeae)*. Die Früchte, einsamige Nüsse („Karyopsen") (Abb. **110**c) bleiben meist in den Deck- und Vorspelzen eingeschlossen, die bei der Verbreitung mit eine Rolle spielen als Flug- oder Klettorgane. Dabei können die Grannen an den Spelzen besonders wichtig sein, die auch schon zur Blütezeit als Fraßschutz fungieren.

Es erstaunt, wie artenreich die Familie ist bei der relativen Eintönigkeit der Blütenstruktur und Fruchtdifferenzierung. Allerdings findet man in der Familie die ganze Spannweite des Fortpflanzungssystems von der Diözie bis zur Apomixis, d. h. auch die Serie: Selbstinkompatibilität – Proterogynie – Selbstkompatibilität – Kleistogamie. Apomixis ist von Gattungen der *Andropogoneae* und *Paniceae* sowie von *Poa*



Abb. 110 *Graminales, Cyperales, Typhales, Bromeliales.* – **a)** *Hordeum vulgare* ssp. *hexastichon*, Aehre. **b)** *Avena sativa*, Rispe. **c)** Weizenkorn, Längsschnitt. **d)** *Agropyron repens.*, Längsschnitt durch Knoten. **e)** *Avena sativa*, Ligula. **f)** *Heleocharis palustris*, Blütenstand. **g–l)** *Carex* spec. g. Männliche Blüte mit Tragblatt. h. Weibliche Blüte in Utriculus (aufgeschnitten) und Tragblatt des Ährchens. i. Männliche Blüte, Diagramm. k. Weibliche Blüte, Diagramm. l. Weibliche Blüte mit offen gezeichnetem Utriculus, Ährchenachse und ihr Tragblatt. **m)** *Elyna* spec. Ährchen mit männlicher und weiblicher Blüte. **n)** *Typha minima*, Blütenstand. **o)** *Tillandsia* spec., Blüte. **p)** *T. gilliesii*, blühende Pflanze. **q)** *T. utriculata*, Same. (a nach Troll, b, e nach Hubbard, c nach Esau, d nach Arber, g, h nach Walter, i–m nach Eichler, o–q nach Rauh).

bekannt. Auch vegetative Vermehrung durch Ausläufer und in Horsten spielt bei vielen Gräsern eine wichtige Rolle.

Der Weizen *(Triticum)* stammt als wichtigstes Getreide der gemäßigten Gebiete aus Südwestasien, ebenso auch die Gerste *(Hordeum)*. Beide waren in Mittel- und Nordeuropa schon zur Steinzeit bekannt. Der Roggen *(Secale)* wanderte mit dem Weizen nach Europa ein, zunächst als Unkraut unter dem Weizen, später auch als bewußt kultiviertes und weitergezüchtetes Getreide. Auch der Hafer *(Avena)* stammt aus Vorderasien. In wärmeren Gebieten spielt der Reis *(Oryza sativa)* eine ebenso große Rolle wie der Weizen im gemäßigten Klima. Seinen größten Formenreichtum hat der Reis in Indien erreicht. Mittel- und Südamerika sind die Heimatgebiete des Mais *(Zea mays)*. Eine weitere wichtige Kulturpflanze stellt das Zuckerrohr *(Saccharum officinarum)* dar, mit Zentrum in Indien und Malesien.

Die in Mitteleuropa heimischen Wiesengräser gehören vorwiegend der Unterfamilie **Pooideae** (= *Festucoideae*) an. Auch Weizen, Roggen und Gerste sind hierher zu stellen. Sie zeichnen sich durch mehrnervige Deckspelzen und meist mehrblütige Ährchen aus. Die übrigen Unterfamilien sind überwiegend tropisch: **Oryzoideae** (einblütiges Ährchen; Reis), **Eragrostoideae** (Deckspelzen, 3nervig, Ährchen 1- bis mehrblütig), **Panicoideae** (Ährchen einzeln, 2blütig; Hirsen), **Andropogonoideae** (Ährchen paarig, 2blütig; Zuckerrohr, Mais). Als stärker abweichend durch verholzende, ausdauernde Halme und weniger reduzierte Blüten erweisen sich die **Bambusoideae** (s. oben!).

Literatur

Chang, T.-T. 1976: The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rices. – Euphytica 25: 425–411.

Clayton, W. D. 1975: Chorology of the genera of *Gramineae*. – Kew Bull. 30: 111–132.

Clifford, H. T. 1970: Monocotyledon classification with special reference to the origin of the grasses *(Poaceae)*. – Bot. J. Linn. Soc. 63, Suppl. 1: 25–34.

Comor, H. E. 1980: Breeding systems in the grasses: A survey. – New Zeal. J. Bot. 17: 547–574.

Cross, R. A. 1980: Distribution of subfamilies of *Gramineae* in the Old World. – Kew Bull. 35: 279–289.

Ebinger, J. E., Carlen, J. L. 1975: Culm morphology and grass systematics. – Trans. Ill. Acad. Sci. 68:87–101.

Ellis, R. P. 1976: A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the *Poaceae*. I/II. – Bothalia 12: 65–109/641–671.

Ghorai, A., Sharma, A. 1980: *Bambuseae* – a review. – Fedde Rep. 91: 281–299.

Grosser, D., Liese, W. 1973: Present status and problems of bamboo classification. – J. Arn. Arboret. 54: 293–308.

Guédès, M., Dupuy, P. 1976: Comparative morphology of lodicules in grasses. – Bot. J. Linn. Soc. 73: 317–331.

Guignard, J.-L., Mestre, J.-C. 1971: L'embryon des Graminées. – Phytomorphology 20: 190–197.

Heslop-Harrison, J. 1980: Pollen-stigma interaction in grasses: A brief review. – New Zeal. J. Bot. 17: 537–546.

Janzen, D. H. 1976: Why bamboos wait so long to flower? – Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 347–392.

Lin, W.-C. 1974: Studies on morphology of bamboo flowers. – Bull. Taiwan Forestry Res. Inst. 248.

Macfarlane, T. D., Watson, L. 1980: The circumscription of *Poaceae* subfamiliy *Pooideae*, with notes on some controversial genera. – Taxon 29: 645–666.

McClure, F. A. 1973: Genera of bamboos native to the New World *(Gramineae: Bambusoideae)*. – Smithsonian Contr. Bot. 9.

Numata, M. (ed.) 1979: Ecology of grasslands and bamboolands in the world. – G. Fischer, Jena.

Petrova, L. R. 1970: The morphology of reproductive organs in certain species of the *Bambusoideae* subfamily. – Bot. Žurn USSR 55: 234–252.

Petrova, L. R., Tsvelev, N. N. 1974: On the evolution of inflorescence in *Poaceae*, on the nature and functions of lodicules. – do. 59: 1713–1720.

Philip, V. J., Haccius, B. 1976: Embryogenesis in *Bambusa arundinaceae* Willd. and structure of the mature embryo. – Beitr. Biol. Pfl. 52: 83–100.

Pissarek, H.-P. 1971: Untersuchungen über Bau und Funktion der Gramineen-Lodiculae. – Beitr. Biol. Pfl. 47: 313–370.

Reddy, P. S. 1977: Evolution of apomictic mechanism in *Gramineae* – a concept. – Phytomorphol. 27: 45–50.

Rost, T. L., Lersten, N. R. 1973: A synopsis and selected bibliography of grass caryopsis anatomy and fine structure. – Iowa State J. Res. 48: 47–87.

Soderstrom, T. R., Calderon, C. E. 1979: A commentary on the bamboos *(Poaceae: Bambusoideae)*. – Biotropica 11: 161–172.

Youngner, V. B., Mc Kell, C. M. (eds). 1972: The biology and utilization of grasses. – Academic Press, London.

Ordnung Cyperales

Auch die Cyperales enthalten nur eine Familie, die **Cyperaceae** (Sauergräser). Mit gegen 4000 Arten gehören auch sie zu den großen Familien. Sie bilden gras- oder binsenartige Stauden, die vorwiegend in den gemäßigten Gebieten vorkommen. Von den *Gramineae* unterscheiden sie sich vegetativ durch die meist 3zeilige (nicht 2zeilige) Blattstellung mit 3kantigen Stengeln und durch meist geschlossene Blattscheiden. Die Blüten sind noch stärker reduziert als die der *Gramineae* und zumindest bei einem großen Teil der Familie eingeschlechtig (z. B. *Carex*, Segge). Ob die Zwitterblüten anderer Gattungen (z. B. *(Dulichium, Oreobolus, Heleocharis)* wirkliche Blüten darstellen, und nicht aus eingeschlechtigen Blüten zusammengesetzte Pseudanthien, ist immer noch umstritten. Und sogar die relativ einfach und durchschaubar erscheinenden Infloreszenzen und Blüten der größten Gattung *Carex* (über 1000 Arten!) sind in ihrem Bau nicht eindeutig geklärt. Die scheinbar einfachen weiblichen Ähren sind allerdings sicher komplexer gebaut, nämlich Doppelähren mit einblütigen Ährchen. Jede Blüte besteht nur aus einem 2- bis 3narbigen, einfächrigen, uniovulaten Gynoecium (Samenanlage basal, anatrop), das von einer schlauchförmigen Hülle („Utriculus") umgeben wird (Abb. **110**h, k). Bei der Nachbargattung *Elyna* enthalten die Ährchen noch 2 Blüten, eine untere, weibliche und eine obere, männliche (Abb. **110**m). Bei *Uncinia* ragt das Ende der Ährchenachse noch als Fortsatz aus dem Utriculus hervor, bei einigen *Carex*-Arten ist es im Innern des Utriculus angedeutet (Abb. **110**l). Der Utriculus stellt

demnach das um die Ährchenachse in sich verwachsene Tragblatt der weiblichen Blüte dar. Es umhüllt auch noch die reife Frucht und fungiert bei einigen Arten als Schwimmorgan. Möglicherweise stellen auch die männlichen Ähren von *Carex* in Wirklichkeit zusammengesetzte Ähren dar, und dabei die 3staminaten, nackten männlichen Blüten (Abb. **110**g, i) ebenfalls Pseudanthien aus 3 unistaminaten Blüten. Ein überzeugender Nachweis ist bisher nicht gelungen.

Windbestäubung herrscht bei den Cyperaceen vor, nur vereinzelte Vertreter haben sekundär die Entomophilie wiederentdeckt (z. B. *Carex baldensis, Dichromen ciliata)*. Die Früchte entwickeln sich zu Nüssen. Bemerkenswert erscheinen jene der australischen Gattung *Gahnia,* die an den persistierenden Filamenten klebend aus den Spelzen heraushängen und durch ihre glänzend schwarze oder rote Farbe Saftfrüchte vortäuschen.

Nähere verwandtschaftliche Beziehungen scheinen zu den *Graminales* (Stomatyp, Wurzelvegetationspunkt) und vor allem den *Juncales* zu bestehen (eigentümliche Pollenentwicklung, nicht fest lokalisierte Centromere an den Chromosomen).

In Mitteleuropa spielen die *Cyperaceae* vor allem als Sumpf- und Wasserpflanzen eine wichtige Rolle in der Vegetation, besonders die Gattungen *Carex*(Segge), *Scirpus* s. l. (Simse, Seebinse), *Heleocharis* (Sumpfbinse, Abb. **110**f), *Schoenus* (Kopfbinse), *Eriophorum* (Wollgras). *Elyna* und andere *Carex*-Arten bilden wichtige Bestandteile hochalpiner Rasen. In den Tropen hat sich *Cyperus* am artenreichsten entwickelt *(C. papyrus:* Papyrusstaude; *C. esculentus:* Erdmandel).

Literatur

Eiten, L. T. 1976: Inflorescence units in the *Cyperaceae*. – Ann. Missouri Bot. Gard. 63: 81–112.

– 1976: The morphology of some critical Brazilian species of *Cyperaceae*. – do. 63: 113–199.

Faulkner, J. S. 1972: Chromosome studies in *Carex* section *Acutae* in North-West Europe. – Bot. J. Linn. Soc. 65: 271–301.

Lorougnon, G. 1970: Morphogenèse et multiplication végétative de quelques Cypéracées. – Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Anim., Sér. 2, 11: 179–231.

Petersen, A. 1973: Die Sauergräser. Schlüssel zu ihrer Bestimmung im blütenlosen Zustand. – Akademie-Verlag, Berlin.

Shah, C. K. 1974: Morphology and embryology of the family *Cyperaceae* – an appraisal. – Adv. Pl. Morph. 1972: 102–112.

Smith, D. L., Faulkner, J. S. 1976: The inflorescence of *Carex* and related genera. – Bot. Rev. 42: 53–81.

Ordnung Typhales

Die *Typhales* enthalten nur die zwei Gattungen *Typha* (Rohrkolben) und *Sparganium* (Igelkolben) in der Familie der **Typhaceae.** Die grasartigen Rhizomstauden sind Wasser- oder Sumpfpflanzen, spezialisiert auf Windblütigkeit durch stark reduzierte, eingeschlechtige Blü-

ten mit monomerem (oder pseudomonomerem) Gynoecium, die dichtgedrängt und sehr zahlreich in kopfigen oder kolbenartigen Blütenständen sitzen (Abb. **110**n). *Sparganium* bildet hydrochore Steinfrüchte aus, *Typha* winzige, anemochore Früchte, die sich im Wasser öffnen und in denen der sonst für die *Commelinidae* typische Stärkegehalt stark reduziert ist.

Literatur

Kaul, R. B. 1972: Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. – Amer. J. Bot. 59: 270–278.

Krattinger, K. 1975: Genetic mobility in *Typha*. – Aquat. Bot. 1: 57–70.

Müller-Doblies, D. 1970: Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. – Bot. Jahrb. Syst. 89: 451–562.

Ordnung Bromeliales

Die **Bromeliaceae** (Ananasgewächse), einzige Familie der Ordnung, sind mit Ausnahme einer einzigen Art auf Amerika beschränkt; weitaus die meisten Arten leben in den Tropen. Ihre 3zähligen, 5kreisigen Blüten zeigen ein gegenläufig kontortes Perianth. Besonders charakteristisch sind bemerkenswerte Adaptationen in der Wuchsform an auch ausgefallene Habitate und in der Fortpflanzungsbiologie an die Bestäubung durch Insekten, Vögel und Fledermäuse, sowie an die Windverbreitung. Allgemein verbreitet kommen elaborierte Schuppenhaare vor (Abb. **25**i). Besonders bei den **Tillandsioideae** zeichnen sie sich durch ihre Ventilwirkung aus, die einerseits eine Wasserabsorption an der Blattoberfläche ermöglicht, andererseits aber die Transpiration niedrig halten kann. Ebenso reflektieren sie einen relativ großen Teil der einfallenden Strahlung. Die Spannweite der Wuchsformen reicht von den wahrscheinlich ursprünglicheren meso- oder xeromorphen terrestrischen Rosettenstauden mit gut ausgebildetem Wurzelsystem (einige **Pitcairnioideae**) einerseits zu den andinen Schopfbäumen der Gattung *Puya* mit ihren bis zu 5 m langen Blütenständen, andererseits zu den epiphytischen Rosettenstauden (Abb. **110**p) und den extrem modifizierten, wurzellosen Epiphyten der Gattung *Tillandsia*, welche bartflechtenartige Vegetationskörper bilden *(T. usneoides)* oder als kleine Rosetten in Trockengebieten sogar auf Leitungsdrähten wachsen können, wobei sie Wasser und Mineralsalze durch die Blattoberfläche aufnehmen *(T. recurvata)*. Zahlreiche der rosettenbildenden Arten, terrestrische wie epiphytische, bilden mit ihren Blattbasen Wasserreservoire, die sowohl von ihnen selber als auch von einer reichen Fauna ausgenützt werden (z. B. Insekten, Laubfrösche).

Die oft in dichten Ähren stehenden Blüten haben gewöhnlich farbige Kronblätter und kleine, grüne Kelchblätter (Abb. **110**o). Vielfach bilden die Brakteen und Petalen einen Farbkontrast (z. B. rot und

blau). Solche Arten sind oft vogelblütig. Fledermausbestäubte Arten zeigen öfter grüne Blüten (z. B. *Vriesea pectinata)*. Bemerkenswert in Zusammenhang mit diesen bestäubungsbiologischen Adaptationen ist das unterständige Ovar bei den **Bromelioideae** und die extrem elaborierten, effizienten Nektarien (Septalnektarien mit stark vergrößerter sezernierender Oberfläche). Jedes Ovarfach enthält meist zahlreiche Samenanlagen, die sich in Kapselfrüchten vielfach zu kleinen Flugsamen mit einem Flugschirm entwickeln, welcher durch eine eigentümliche haarartige Auflösung des äußeren Integumentes entsteht (Abb. **110**q). Andere Gruppen haben Beerenfrüchte *(Bromelioideae)*. Besonders bei den epiphytischen Formen dürfte beides mit einem Selektionsdruck verbunden sein. Als wichtigste Nutzpflanze der *Bromeliaceae* wird die Ananas *(Ananas comosus)* angebaut.

Literatur

Benzing, D. H. 1976: Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. – Selbyana 1: 330–348.

– 1979: Alternative interpretations for the evidence that certain Orchids and Bromeliads act as shoot parasites. – Selbyana 5: 135–144.

Benzing, D. H., Renfrow, A. 1974: The mineral nutrition of *Bromeliaceae*. – Bot. Gaz. 135: 281–288.

Ortlieb, U., Winkler, S. 1977: Ökologische Differenzierungsmuster in der Evolution der Bromeliaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 97: 586–602.

Rauh, W. 1981: Bromelien. – Ulmer, Stuttgart, 2. Aufl.

Smith, L. B., Downs, R. J. 1979: *Bromeliaceae (Bromelioideae)* 3. – Flora Neoptropica 14. – New York Botanical Garden, New York.

Ordnung Zingiberales (Scitamineae)

Die tropisch-subtropischen *Zingiberales* stellen oft großblättrige Rhizomstauden dar mit Neigung zur Ausbildung von Scheinstämmen (aus den ineinandergeschachtelten Blattscheiden). Die (außer bei *Musa)* zweizeilig gestellten Blätter haben eine Mittelrippe, von der Seitennerven ausgehen (Abb. **111**a). Die 3zähligen, 5kreisigen Blüten zeichnen sich aus durch eine Differenzierung in Kelch und Krone, durch Reduktion der Staubblattzahl und ihren Ersatz durch petaloide Organe. Damit einher geht Zygomorphie der Blüten *(Musaceae, Zingiberaceae)* und sogar Asymmetrie *(Cannaceae, Marantaceae,* einige *Zingiberaceae)*. Bestäubungsbiologisch gesehen handelt es sich um Lippenblüten, teils mit eigentümlichen Präzisionsmechanismen. Das unterständige Ovar enthält oft elaborierte Septalnektarien in Zusammenhang mit der Bestäubung durch Vögel (und Fledermäuse). Vielfach werden die Blütenbrakteen durch Größe und Färbung in den Schauapparat miteinbezogen. Die Samen sind meist arilliert und besitzen ein Endosperm und Perisperm. Innerhalb der *Commelinidae* scheinen die *Zingiberales* den *Bromeliales* am nächsten zu stehen (Septalnektarien, unterständige Ovarien, gleiche Flavonoide).

Bei den oft schopfbaumartigen, großblättrigen **Musaceae** (Bananengewächsen) enthalten die großen Blüten fast immer 5 Stamina und teilweise ein Staminodium (hinten median) (Abb. **111**d). Vögel und Fledermäuse treten als Hauptbestäuber auf. In der Gattung *Musa* (Banane) etwa ist eine Gruppe von Arten nachtblühend mit hängenden, stark riechenden Infloreszenzen, die von Fledermäusen bestäubt werden, eine andere Gruppe von Arten tagblühend mit aufrechten, duftlosen Infloreszenzen, die von Vögeln bestäubt werden oder sich selber bestäuben. Bei *Ravenala* werden beim Blütenbesuch Stamina und Griffel explosiv exponiert. Bei *Strelitzia* liegen sie alle stark genähert in der Blütenmedianen in einem „Schiffchen" aus den 2 lateralen Petalen (Abb. **111**b). Eine gewisse Mannigfaltigkeit herrscht in der Fruchtdifferenzierung: Kapseln *(Ravenala, Strelitzia,* Abb. **111**c), einsamige Spaltfrüchte *(Heliconia)*, beerenartige Schließfrüchte (Musa). Wichtige Kulturpflanzen sind *Musa*-Arten wegen ihrer Früchte (Bananen) oder Fasern (Manilahanf). *Ravenala madagascariensis* („Baum der Reisenden", Abb. **111**a). *Strelitzia* (Südafrika) und *Heliconia*-Arten (Neotropen) werden in warmen Gebieten häufig als prächtige Zierpflanzen gehalten.

Die **Zingiberaceae** (Ingwergewächse), kleinere oder größere Stauden mit gestielten Blättern, unterscheiden sich von den *Musaceae* vor allem durch die Reduktion des Androeciums auf ein einziges Staubblatt (Abb. **111**e). Kelchblätter und Kronblätter bilden je eine Röhre. Die beiden inneren Staminodien sind zu einer Unterlippe verwachsen. Das Stamen steht median hinten. Die Anthere umklammert mit einer Rinne den oft sehr dünnen, langen Griffel und hält ihn damit präzise in medianer Position (Abb. **111**i). Bei *Roscoea* ist ein Hebelmechanismus entwickelt (Abb. **111**f). Bestäuber sind Vögel, Schmetterlinge, Hymenopteren und Dipteren. Neben Septalnektarien kommen auch andere Nektarienformen vor. Durch solche Spezialisierungen entstehen teils bizarre Blütenformen (z. B. *Globba,* Abb. **111**g–i), die durch ungleiche Krümmungen auch asymmetrisch werden können (z. B. *Hedychium)*. Die Früchte sind meist Kapseln mit arillierten, ornithochoren Samen. Die Familie enthält verschiedene Gewürzpflanzen: z. B. Ingwer *(Zingiber officinale;* Rhizom), Cardamom *(Elettaria cardamomum;* Samen).

Bei den amerikanischen **Cannaceae** (Blumenrohrgewächsen) ist nur noch die eine Hälfte des median hinteren Stamens fertil, die andere dagegen petaloid ausgebildet. Dies führt zu asymmetrischen Blüten. Das 3fächrige Ovar enthält zahlreiche Samenanlagen und entwickelt sich zu einer Kapsel. *Canna indica* und ihre Hybriden mit anderen Arten werden als Zierpflanzen kultiviert.

Die Blüten der **Marantaceae** stimmen in ihrer Asymmetrie mit denen der *Cannaceae* überein (Abb. **111**k, l). Das Ovar ist jedoch vielfach auf ein Fach reduziert. Jedenfalls enthält jedes Fach nur eine Samenan-

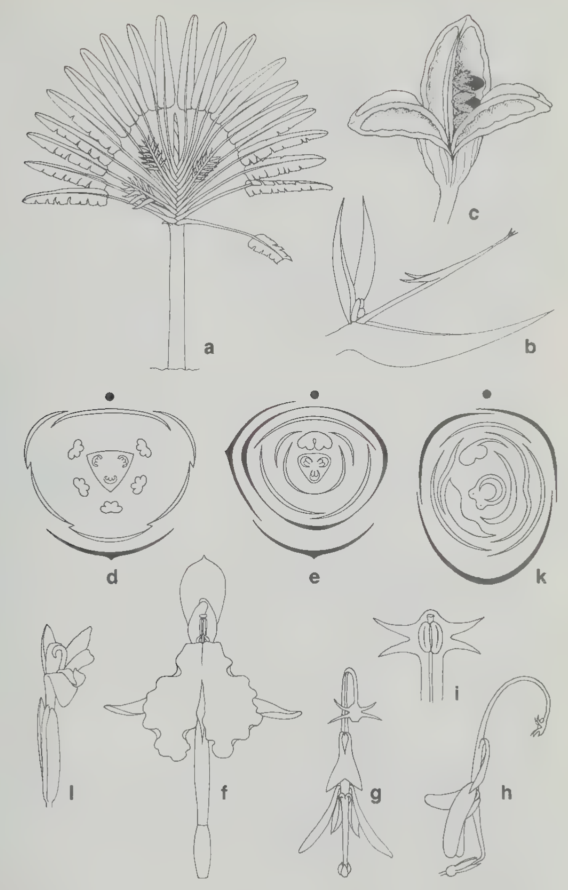


Abb. 111 *Zingiberales.* – **a)** *Ravenala madagascariensis*, blühende Pflanze. **b)** *Strelitzia reginae*, Blüte mit Tragblatt. **c)** *St. argentea*, Frucht. **d)** *Musa rosacea*, Blütendiagramm. **e)** *Kaempferia* Blütendiagramm. **f)** *Roscoea cautleoides*, Blüte. **g–i)** *Globba schomburgkii*. g. Blüte von vorn. h. Blüte v. d. Seite. i. Anthere mit eingeklemmter Griffelspitze. **k)** *Maranta bicolor*, Blütendiagramm. **l)** *Calathea* spec., Blüte. (a nach Petersen, b nach Kugler, d–e, k nach Eichler, l nach Kennedy).

lage. Die relativ kleinen Blüten stehen in den Blütenständen oft spiegelbildlich zueinander in Paaren, die somit eine zygomorphe Einheit bilden. Vegetativ sind die *Marantaceae* gekennzeichnet durch eine gelenkige Verdickung zwischen Blattstiel und Blattspreite. Hauptbe-

stäuber der neuweltlichen Arten sind *Euglossini* (Prachtbienen). Ein Explosionsmechanismus und sekundäre Pollenpräsentation oben auf dem Griffel gehören zur hochspezialisierten Bestäubungsbiologie. Kapseln und Schließfrüchte kommen vor. Die Samen besitzen meist einen Arillus. Bei *Calathea*-Arten ist er als Elaiosom ausgebildet, und die Samen werden von Ameisen verbreitet.

Literatur

Andersson, L. 1976: The synflorescence of *Marantaceae*. Organization and descriptive terminology. – Bot. Not. 129: 39–48.

– 1981: The neotropical genera of *Marantaceae*. Circumscription and relationships. – Nord. J. Bot. 1: 218–245.

Burtt, B. L., Smith, R. M. 1972: Key species in the taxonomic history of *Zingiberaceae*. – Notes R. Bot. Gard. Edinburgh 31: 177–227.

Fahn, A., Benouaiche, P. 1979: Ultrastructure, development and secretion in the nectary of banana flowers. – Ann. Bot. 44: 85–93.

Fisher, J. B. 1978: Leaf-opposed buds in *Musa*: Their development and a comparison with allied Monocotyledons. – Amer. J. Bot. 65: 784–791.

Friedrich, W. L., Strauch, F. 1975: Der Arillus der Gattung *Musa*. – Bot. Not. 128: 339–349.

Holttum, R. E. 1974: A commentary on comparative morphology in *Zingiberaceae*. – Garden's Bull. Singapore 27: 155–165.

Horvitz, C. C., Beattie, A. J. 1980: Ant dispersal of *Calathea (Marantaceae)* seeds by carnivorous Ponerines *(Formicidae)* in a tropical rain forest. – Amer. J. Bot. 67: 321–326.

Kennedy, H. 1977: An unusual flowering strategy and new species in *Calathea*. – Bot. Not. 130: 333–339.

– 1978: Systematics and pollination of the „closed-flowered" species of *Calathea (Marantaceae)*. – Univ. Calif. Publ. Bot. 71.

Nur, N. 1976: Studies on pollination in *Musaceae*. – Ann. Bot. 40: 167–177.

Williams, Ch. A., Harborne, J. B. 1977: The leaf flavonoids of the *Zingiberales*. – Biochem. Syst. Ecol. 5: 221–229.

Unterklasse Liliidae

Die *Liliidae* unterscheiden sich von den verwandten *Commelinidae* grob durch ihren petaloiden äußeren Blütenhüllblattkreis, durch das nicht stärkereiche Endosperm und durch Spaltöffnungen ohne Nebenzellen.

Ordnung Liliales

Die *Liliales* haben meist trimere, pentazyklische Blüten mit zwei ähnlich differenzierten Perianthkreisen (Perigon). Häufig treten Septalnektarien auf; in einigen Untergruppen wird Nektar am Perianth oder Androecium sezerniert. Die mäßig zahlreichen Samenanlagen sind häufiger crassinucellat. Die Samen speichern meist Öl und Reservezellulose.

Die Klassifikation der *Liliales* befindet sich heute stark im Fluß. So werden etwa die *Liliaceae* (sensu Cronquist 1968) von Dahlgren (1980) aufgeteilt in über 30 Familien und 3 Ordnungen! Wir halten uns

hier konservativ an ein einfaches System, ohne die Notwendigkeit einer Revision zu verkennen.

Die **Liliaceae** (Liliengewächse) bilden eine artenreiche, weltweit verbreitete Familie. Ihr Blütenbau erscheint diagrammatisch einförmig (Abb. **112**e), jedoch in blütenbiologischen Spezialisierungen vielfältig. Wechselnd ist der Grad der Verwachsung der Tepalen (frei bis röhrenförmig verwachsen, z. B. *Muscari,* Abb. **112**d) und die Stellung des Ovars (ober- bis unterständig). Entomophilie herrscht vor. Der Pollen ist meist einfurchig. Besonders vielfältig verhält sich die Art und Weise der Embryosack- und Endospermentwicklung. Die Früchte werden zu Kapseln mit gelegentlich arillaten Samen oder zu Beeren. In der Vielfalt der Wuchsformen herrschen Stauden mit Rhizomen (Abb. **112**g), Knollen oder Zwiebeln vor (Abb. **112**a), doch gibt es gelegentlich auch Lianen, Sträucher und Bäume.

Die **Asparagoideae** stellen vielfach Rhizomstauden mit Beerenfrüchten dar. Nektar fehlt den Blüten oft; andernfalls wird er auf den Tepalen oder in Septalnektarien produziert. Neben *Asparagus* (Spargel) gehören dazu etwa *Ruscus* (Mäusedorn), *Convallaria* (Maiglöckchen), *Majanthemum* (Schattenblümchen), *Paris* (Einbeere), *Trillium* (Abb. **112**b).

Vielfach kletternde Sträucher oder Halbsträucher mit distichen oder gegenständigen, netznervigen Blättern und Beerenfrüchten charakterisieren die **Smilacoideae.** Die artenreichste Gattung *Smilax* ist weit verbreitet.

Die **Melanthoideae** haben meist ein Rhizom und Kapselfrüchte. Nektarien sitzen auf den Tepalen oder am Gynoecium. Als Beispiele seien *Veratrum* (Germer) und *Tofieldia* (Liliensimse) genannt.

Die **Asphodeloideae** bilden überwiegend Rhizompflanzen mit Septalnektarien und oft loculiciden Kapseln. *Asphodelus* (Affodill, Abb. **112**g), *Eremurus* (Steppenkerze), *Anthurium* (Graslilie), *Hemerocallis* (Taglilie), *Aloe* und *Arthropodium* (mit elaborierten Schaufilamenten, Abb. **112**c) gehören dazu.

Bei den **Wurmbaeoideae** wird meist ein knolliges Speicherorgan differenziert. Die Nektarien sitzen auf den Tepalen. Kapselfrüchte herrschen vor. Gattungen sind etwa *Colchicum* (Zeitlose) mit dem hochgiftigen Alkaloid Colchicin und *Gloriosa* (Ruhmeslilie).

Die **Lilioideae,** Zwiebelpflanzen der gemäßigten Nordhemisphäre, haben racemöse Blütenstände, Nektarien meist an den Tepalen und gewöhnlich loculicide Kapseln. Als Chromosomengrundzahl herrscht $x = 12$ vor. Bekanntere Gattungen aus dieser Gruppe sind *Lilium* (Lilie), *Fritillaria* (Abb. **112**a), *Tulipa* (Tulpe) und *Gagea* (Gelbstern).

Zu den **Scilloideae,** die sich von den *Lilioideae* durch Septalnektarien und $x = 7, 8, 9$ usw. unterscheiden, gehören *Scilla* (Meerzwiebel),



Abb. 112 *Liliales, Burmanniaceae.* – **a)** *Fritillaria meleagris*, blühende Pflanze. **b)** *Trillium grandiflorum*, Blüte. **c)** *Arthropodium cirrhatum*, Blüte. **d)** *Muscari racemosum*, Blüte. **e)** *Ornithogalum umbellatum*, Blütendiagramm. **f)** *Muscari botryoides*, Frucht. **g)** *Asphodelus albus*, Rhizom mit verdickten Wurzeln. **h)** *Allium porrum*, Staubblatt. **i)** *Pancratium illyricum*, Blüte (n: Nebenkrone) **k)** *Narcissus pseudonarcissus*, Blüte (n: Nebenkrone). **l)** *Leucojum aestivum*, Blüte. **m)** *Crocus sativus*, blühende Pflanze längs halbiert, Ovar (o) unterirdisch. **n)** *Iris sibirica*, Blüte. **o)** *Sisyrinchium angustifolium*, Blüte. **p)** *Iris pseudacorus*, Blütendiagramm. **q)** *Anigozanthus flavidus*, Blüte. **r)** *Glaziocharis macahensis*, Blüte mit antennenartigen Osmophoren. (a, g nach Krause, e, p nach Eichler, f, n nach Hegi, m nach Baillon, r nach Vogel).

Ornithogalum (Milchstern), *Hyacinthus* (Hyazinthe) und *Muscari* (Bisamhyazinthe, Abb. **112**d, f).

Die **Allioideae** sind ausgezeichnet durch doldenartige, cymöse Blütenstände (Doppelschraubel oder Mehrfachschraubel), die von Involucralblättern umgeben werden. Loculicide Kapseln sind charakteristisch. Die große Gattung *Allium* enthält verschiedene Nutzpflanzen: *A. cepa* (Küchenzwiebel), *A. sativum* (Knoblauch), *A. schoenoprasum* (Schnittlauch) usw. In mitteleuropäischen Buchenwäldern kommt *Allium ursinum* (Bärlauch) vielfach als auffällige Pflanze der Krautschicht vor.

Früher oft als eigene Familie abgetrennt, schließen die **Amaryllidoideae** (Amaryllisgewächse) jedoch eng an die *Allioideae* an. Sie unterscheiden sich von ihnen eigentlich nur durch das unterständige Ovar. Die schon bei *Allium* teils vorhandene Anhängselbildung seitlich der Stamina (Abb. **112**h) führt hier vielfach zur Ausbildung von „Nebenkronen“ (z. B. *Pancratium, Narcissus,* Abb. **112**i, k). Weiter gehören hierzu *Amaryllis, Haemanthus, Leucojum* (Märzbecher, Abb. **112**l), *Galanthus* (Schneeglöckchen), *Hypoxis*.

Die **Iridaceae** (Schwertliliengewächse) zeigen Beziehungen zu den *Wurmbaeoideae*. Sie unterscheiden sich jedoch von den *Liliaceae* durch die Ausbildung von nur 3 Stamina, die den äußeren Kreis repräsentieren (Abb. **112**p). Das Ovar ist meist unterständig (Abb. **112**m–o). Neben Septalnektarien kommen auch Tepalennektarien vor. Die Narbenlappen sind oft gegabelt oder verbreitert. In der Gattung *Crocus* und bei wenigen *Iris*-Arten (Schwertlilie) stellt der vermeintliche Blütenstiel den verlängerten Blütenbecher dar, und das Ovar sitzt zur Blütezeit noch unterirdisch (Abb. **122**m). Erst die loculicide Kapsel wird über die Erde verlagert. Reitende (schwertförmige) Blätter kommen vielfach vor. *Gladiolus* hat zygomorphe Blüten. Bei *Iris* besteht die Blüte im blütenbiologischen Sinne aus 3 „Lippenblüten“: Zur vollständigen Nektarausbeutung muß die Blüte von den 3 verschiedenen Seiten her separat besucht werden (Abb. **112**n).

Auch die **Dioscoreaceae** schließen sich eng an die *Liliaceae* an. Sie sind ausgezeichnet durch kleine, unscheinbare, meist eingeschlechtige Blüten mit unterständigem Ovar und Septalnektarien sowie ihre kletternde Wuchsform mit breiten, netznervigen Blättern. In der artenreichen Gattung *Dioscorea* gibt es verschiedene Nahrungspflanzen mit stärkereichen Knollen, andere Arten werden kultiviert zur Gewinnung von Hormonen. Einheimisch in Mitteleuropa ist *Tamus communis*.

Die **Agavaceae** (Agavengewächse) bilden gedrungene Bäume mit großen Blattschöpfen oder Rosettenstauden mit teils riesigen Blütenständen. Die Blüten zeigen Septalnektarien. Bei *Yucca, Dracaena* (Drachenbaum) und *Sansevieria* ist der Fruchtknoten oberständig, bei *Agave* unterständig. *Yucca* und *Agave* haben beide 5 lange und 25

kurze Chromosomenpaare. Agaven-Blüten produzieren große Nektarmengen. Sie werden von Vögeln, Fledermäusen und Ratten bestäubt. Bei *Yucca*-Arten hat sich mit einem Schmetterling *(Tegeticula)* eine weitgehende Koevolution eingestellt. Die Blüten werden von den Weibchen bestäubt und dienen ihnen zugleich als Brutplatz.

Die australischen **Xanthorrhoeaceae** haben trockenhäutige Tepalen. Ihre auffälligsten Gattungen, *Xanthorrhoea* und *Kingia* (Grasbäume), tragen auf über mannshohen Stämmen grashorstartige Schöpfe aus sehr harten Blättern. Die kolbigen Blütenstände mit weißen Stamina werden von Vögeln, Schmetterlingen und anderen Insekten besucht.

Bei den krautigen oder strauchigen, meist südamerikanischen **Velloziaceae** mit linealen, schopfig angeordneten Blättern und größeren Einzelblüten ist die Stamenzahl oft durch Bündelbildung stark erhöht, das Ovar unterständig mit vielen Samenanlagen.

Die südhemisphärischen **Haemodoraceae** sind charakterisiert durch teils haplostemone Blüten, den Übergang zur Unterständigkeit des Ovars und oft wenige Samenanlagen an meist dicken oder schildförmigen Plazenten sowie loculicide Kapseln. *Anigozanthus* (Känguruhpfote) hat zygomorphe, außen behaarte, teils metallisch gefärbte Blüten, die von Vögeln bestäubt werden (Abb. **112**q). Unterirdische Teile von *Haemodorum* und anderen Gattungen sind rot gefärbt.

Literatur

Ayensu, E. S. 1972: VI. *Dioscoreales*. – In: Metcalfe, C. R. (ed.): Anatomy of the Monocotyledons. – Clarendon Press, Oxford.

Bjørnstad, J. N. 1970: Comparative embryology of *Asparagoideae – Polygonateae, Liliaceae*. – Nytt Mag. Bot. 17: 169–207.

Burtt, B. L. 1970: The evolution and taxonomic significance of a subterranean ovary in certain Monocotyledons. – Israel J. Bot. 19: 77–90.

Cheadle, V. I., Kosakai, H. 1972: Vessels in *Liliaceae*. – Phytomorphology 21: 320–333.

Goldblatt, P. 1971: Cytological and morphological studies in the Southern African *Iridaceae*. – J. South Afr. Bot. 37: 317–460.

Hamann, U. 1970: Über Konvergenzen bei embryologischen Merkmalen der Angiospermen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 369–384.

Komar, G. A. 1978: Arils and aril-like formations in some *Liliales*. – Bot. Żurn. U. S. S. R. 63: 937–955.

Schulze, W. 1971: Beiträge zur Pollenmorphologie der *Iridaceae* und ihre Bedeutung für die Taxonomie. – Fedde Rep. 82: 101–124.

Sen, S. 1975: Cytotaxonomy of *Liliales*. – Fedde Rep. 86: 255–305.

Singh, V. 1972: Floral morphology of the *Amaryllidaceae*. I. Subfamily *Amaryllidoideae*. – Canad. J. Bot. 50: 1555–1565.

Ordnung Orchidales

Die *Orchidales* sind nahe verwandt mit den *Liliales*, doch in verschiedener Hinsicht stärker spezialisiert. Ungewöhnlich kleine, endospermlose, zahlreiche Samen (aus tenuinucellaten, meist bitegmischen

Samenanlagen) und damit verbundene Mycotrophie und teilweiser Übergang zum Saprophytismus, ebenso meist beschränkte Verbreitung der Arten sind für die Ordnung eigentümlich. Das Ovar ist unterständig, die Nektarien nie septal. Blütenformen werden außerordentlich bizarr, wobei teilweise Osmophoren eine Rolle spielen. Oft ist der Bestäuberkreis stark eingeschränkt.

Die **Burmanniaceae** bilden eine kleinere, vorwiegend tropische Familie von oft zarten Kräutern, vielfach mit sehr kleinen Laubblättern. Die blauen oder weißen Blüten wirken bei manchen Arten als Kesselfallen mit seitlichen Eingangsfenstern und schwanzartig verlängerten Tepalen, die wahrscheinlich als Osmophoren fungieren (Abb. **112**r).

Die **Orchidaceae** (Orchideen) stellen mit etwa 20 000 Arten neben den *Compositae* die größte Pflanzenfamilie überhaupt dar. Sie sind fast weltweit verbreitet. Ihr Erfolg, gemessen am rekordhaften Artenreichtum, geht auf Kosten der Verbreitung oder Häufigkeit vieler Arten. Im gleichen Korrelationsnetz von Artenreichtum, Arealbeschränkung und Seltenheit liegt auch der in den Tropen vorherrschende Epiphytismus und die oft extreme Adaptation an einen sehr engen Kreis von oft ebenfalls seltenen Bestäubern. Die Orchideen bilden durchweg ausdauernde Krautpflanzen. Wurzelknollen oder Sproßverdickungen (Pseudobulben) (Abb. **113**g) dienen vielfach als Speicherorgane.

Die Blüten sind durchweg zygomorph. Bei den artenarmen **Apostasioideae** enthalten sie noch 3 *(Neuwiedia,* Abb. **113**a, b) oder 2 *(Apostasia)* Stamina, bei den **Cypripedioideae** (Gruppe der Frauenschuhe) 2 (Abb. **113**c, d), bei der weitaus größten Unterfamilie, den **Orchidoideae,** ist hingegen nur noch 1 Stamen vorhanden, und zwar median unten (Abb. **113**e, f). Die meist feilspanförmigen Flugsamen sind so winzig, daß bei gewissen Gattungen Millionen in einer Frucht entstehen können (Abb. **113**k). Die Früchte sind einförmige Fensterkapseln (Abb. **113**i). Um so phantastischer ist bei den *Orchidoideae* bei absolut starrem „Bauplan" die Formenfülle der Blüten. Keine andere Familie der Angiospermen hat derartig komplizierte und fast unglaublich ausgefallene Elaborationen und Bestäubungsmechanismen hervorgebracht. Die Blüten bilden im blütenbiologischen Sinne meist Lippenblüten, wobei das median obere Petalum bei der Anthese gewöhnlich durch Drehung des Blütenstiels oder des unterständigen Ovars um 180° (Resupination) nach unten gelangt und als anfliegbare Lippe (Labellum) fungiert. Nur selten tritt die Lippe hinter den äußeren Perianthblättern zurück (z. B. *Masdevallia,* Abb. **114**c).

Ein außergewöhnlicher Präzisionsmechanismus in der Bestäubung sichert die Befruchtung der enormen Zahl der Samenanlagen durch einen einzigen Blütenbesuch. Staubblatt und Gynoecium sind miteinander bis zuoberst vereint, so daß sich Anthere und Stigma sehr nahe zu liegen kommen (Gynostemium). Möglicherweise stellt außer dem

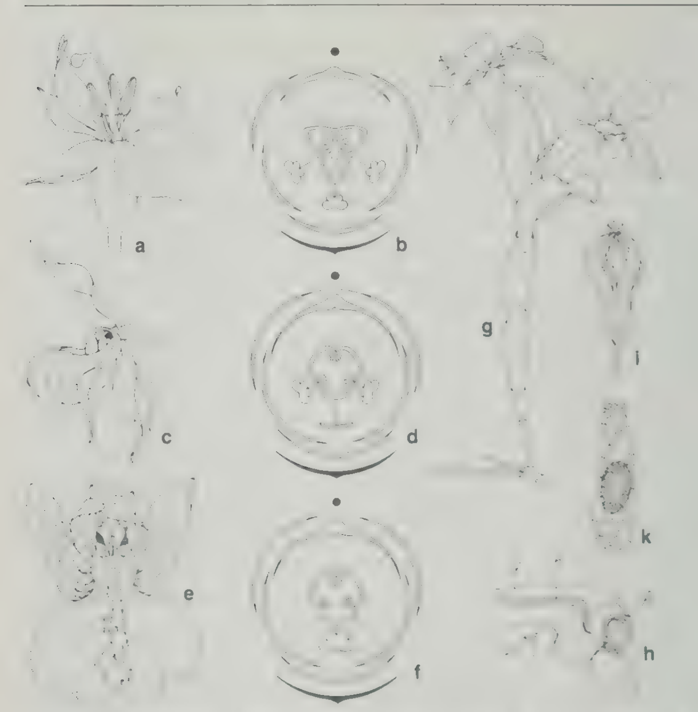


Abb. 113 *Orchidaceae*. – **a–b)** *Neuwiedia* spec. a. Blüte. b. Blütendiagramm. **c–d)** *Cypripedium calceolus*. c. Blüte. d. Blütendiagramm. **e–f** *Orchis morio*. e. Blüte. f. Blütendiagramm. **g)** *Cattleya violacea*, blühender Trieb. **h)** Applikation eines Polliniariums an Insektenthorax (g: Gynostemium, n: Narbe, p: Pollinium). **i)** *Miltonia* spec., Frucht. **k)** *Spiranthes cernua*, Same. (a, h nach van der Pijl u. Dodson, b, i nach Pfitzer, c nach Kugler, d, f nach Eichler, e nach Wettstein, g nach Dunsterville u. Garay, k nach Swamy).

Gynostemium auch das Labellum ein Komplexorgan dar, bestehend aus einem Petalum und aus Staminodien. Dieses Problem ist noch nicht geklärt. Der Pollen ist meist in 4, 2, 6, 8 oder mehr Portionen verklebt, welche miteinander verbunden sind und gemeinsam einer Klebscheibe aufsitzen. Bei einem Blütenbesuch heftet sich die Klebscheibe an das Insekt, die Pollenpakete (Pollinien) werden zur Anthere herausgezogen und können in einer andern Blüte am klebrigen Narbensekret hängenbleiben (Abb. **113**h). Die Struktur der Pollenmassen und der Klebscheibe erweist sich als wichtig bei der Untergliederung der *Orchidoideae* in Triben. Am kompliziertesten ist der Pollenüberträger bei den *Vandeae* gebaut, wo zwischen Klebscheibe und Pollinien ein stielartiges Gewebestück geschaltet ist, das sich vom

Gynostemium ablöst. Die ganze Übertragungseinheit wird hier als Pollinarium bezeichnet (Abb. **114**g).

Nektar wird, wenn überhaupt, in einem Sporn oder auf der Lippe angeboten. Einige Arten produzieren Öl statt Nektar (z. B. *Oncidium ornithorrhynchum*, Abb. **114**d). Viele Orchideen haben Täuschblumen entwickelt, welche den Blütenbesuchern nichts Substantielles anbieten und diese dadurch sozusagen parasitieren. Die eigentümlichsten dabei ahmen Hymenopterenweibchen nach und werden von kopulierwilligen Männchen beflogen und dabei bestäubt. Die Mimikry erstreckt sich auf den Duft, auf optische und taktile Merkmale. Die bekanntesten Beispiele sind die Gattung *Ophrys* (Ragwurz, Abb. **114**b) aus dem Mittelmeergebiet, ferner australische Gattungen, wie *Cryptostylis, Drakaea* (Hammerorchidee, Abb. **114**a) und *Spiculaea.* Bemerkenswert erscheint die konvergente Entwicklung dieser Mimikry, indem die australischen Gruppen zu den *Neottieae, Ophrys* hingegen zu den *Orchideae* gehört.

Eine besondere bestäubungsbiologische Gruppe bilden einige südamerikanische Gattungen der *Vandeae:* Als Parfümblumen bieten sie den bestäubenden Insekten, durchweg Männchen von Prachtbienen *(Euglossini),* nur Duftstoffe an, welche diesen ihrerseits wahrscheinlich zur Schwarmbildung und damit mittelbar zur Anlockung von Weibchen

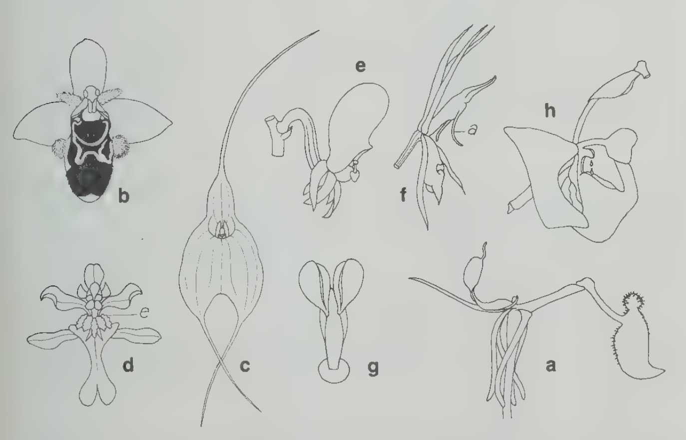


Abb. 114 *Orchidaceae.* – **a)** *Drakaea glyptodon (Neottieae),* Blüte. **b)** *Ophrys scolopax (Orchideae)*, Blüte. **c)** *Masdevallia* spec. *(Epidendreae),* Blüte. **d)** *Oncidium ornithorrhynchum (Vandeae),* Blüte (e: Elaiophor). **e–g)** *Catasetum saccatum (Vandeae).* e. Weibliche Blüte. f. Männliche Blüte (a: sensitive Antenne). g. Pollinarium. **h)** *Coryanthes punctata (Vandeae),* Blüte. (a nach Cady u. Rotherham, b nach Kullenberg u. Bergström, e–f nach Wettstein, h nach Martius).

dient. Die spektakulärsten Gattungen darunter sind *Coryanthes* mit einer Fallenblüte, welche die Männchen durch Benetzung der Flügel an Wasserdrüsen in ein von der Lippe gebildetes Wasserbecken fallen läßt (Abb. **114**h), ferner *Catasetum* mit gestaltlichem Sexualdimorphismus der bemerkenswerterweise eingeschlechtigen Blüten, wobei die männlichen den Besuchern das Pollinarium präzise auf den Rücken katapultieren, nachdem diese eine „Antenne" berührt haben (Abb. **114**e–g).

Ihrer bizarren Blüten wegen sind viele Orchideen als Zierpflanzen beliebt. In Europa und im Mittelmeergebiet kommen etwa 35 Gattungen vor, die mit Ausnahme von *Cypripedium (Cypripedioideae)* alle zu den *Orchidoideae* gehören. Unter den europäischen Arten befinden sich keine Epiphyten.

Literatur

Ackermann, J. D., Williams, N. H. 1980: Pollen morphology of the tribe *Neottieae* and its impact on the classification of the *Orchidaceae*. – Grana 19: 7–18.

Arditti, J. 1977: Orchid biology. Reviews and perspectives I. – Comstock Publ. Assoc., Cornell University Press, Ithaca.

Arekal, G. D., Ramaswamy, S. N. 1973: Embryology of *Burmannia pusilla* (Wall. ex Miers) Thw. and its taxonomic status. – Beitr. Biol. Pfl. 49: 35–45.

Barthlott, W., Capesius, I. 1976: Mikromorphologische und funktionelle Untersuchungen am Velamen radicum der Orchideen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 88: 379–390.

Clifford, H. T., Lavarack, P. S. 1974: The role of vegetative and reproductive attributes in the classification of the *Orchidaceae*. – Biol. J. Linn. Soc. 6: 97–110.

Dodson, C. H. 1975: Coevolution of Orchids and bees. – In: Gilbert, L. E. & Raven, P. H. (eds.): Coevolution of animals and plants, 41–49. – University of Texas Press, Austin.

Dressler, R. L. 1979: The subfamilies of the *Orchidaceae*. Selbyana 5: 197–206.

Ebel, F. et al. 1974: Beobachtungen über das Bewegungsverhalten des Pollinariums von *Catasetum fimbriatum* Lindl. während Abschuß, Flug und Landung. – Flora 163: 342–356.

Garay, L. A. 1972: On the origin of the *Orchidaceae*, II. – J. Arn. Arboret. 53: 202–215.

Gumprecht, R. 1977: Seltsame Bestäubungsvorgänge bei Orchideen. – Orchidee 28, 3. Beilage.

Kullenberg, B., Bergstroem, G. 1976: The pollination of *Ophrys* orchids. – Bot. Not. 129: 11–19.

Nelson, E. 1976: Monographie und Ikonographie der Orchideen-Gattung *Dactylorhiza*. – Speich, Zürich.

Newton, G. D., Williams, N. H. 1978: Pollen morphology of the *Cypripedioideae* and the *Apostasioideae (Orchidaceae)*. – Selbyana 2: 169–182.

Nilsson, L. A. 1979: Anthecological studies on the lady's slipper, *Cypripedium Calceolus (Orchidaceae)*. – Bot. Not. 132: 329–347.

Rao, V. S. 1974: The relationships of the *Apostasiaceae* on the basis of floral anatomy. – Bot. J. Linn. Soc. 68: 319–327.

Schill, R. 1978: Palynologische Untersuchungen zur systematischen Stellung der *Apostasiaceae*. – Bot. Jahrb. Syst. 99: 353–362.

Schill, R., Pfeiffer, W. 1977: Untersuchungen an Orchideenpollinien unter besonderer Berücksichtigung ihrer Feinskulpturen. – Pollen Spores 19: 5–118.

Vogel, St. 1975: Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern. – Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1975: 102–110.

Withner, C. L. 1974: The Orchids: Scientific studies. – Wiley, New York.

Unterklasse **Arecidae**

Die *Arecidae* zeigen unter den Monokotylen die stärkste Tendenz zur Ausbildung von (wenig verzweigten) Holzpflanzen. Ihre Blüten sind meist eingeschlechtig, klein und unscheinbar, aber vereinigt in reich- und dichtblütigen, oft kolbigen Blütenständen (Spadices), die von großen Hochblättern (Spathae) umgeben werden. Das Endosperm enthält nur selten Stärke, dafür Hemicellulose und/oder andere Reservestoffe. Die Blätter sind gewöhnlich sehr groß, dann oft auch (meist ontogenetisch sekundär!) fiederartig aufgeteilt *(Palmae, Cyclanthaceae, Araceae)*. Ihre Nervatur ist dementsprechend auch nicht „typisch" monokotylenartig, sondern von einer leitbündelreichen Mittelrippe strahlen Fiedernerven aus.

Ordnung Arecales

Die mit 2800 Arten artenreichste Ordnung der *Arecidae* mit allerdings nur einer Familie, den **Palmae** *(Arecaceae,* Palmen), sind die *Arecales*. Palmen haben ihre reichste Entfaltung in den Tropen. Durch ihre Wuchsform, meist unverzweigte Schopfbäume mit zylindrischen Stämmen (ohne sekundäres Dickenwachstum!) und oft riesigen (bis mehrere Meter langen) Blättern lassen sie sich von weitem erkennen (Abb. **115**a). Die große australasische Gattung *Calamus* (Rotangpalmen) bildet Stammkletterer mit dünnen Stämmen und mit Stacheln und Widerhaken bewehrten Organen aus. Die Blätter der Palmen haben eine zumindest anfangs geschlossene, große Scheide und eine (ontogenetisch sekundär! Abb. **23**e) handförmig („Fächerpalmen", Abb. **115**a) oder fiederförmig („Fiederpalmen", Abb. **115**b) aufgeteilte Spreite. Die Spreitensegmente sind entweder nach oben ($\vee$) oder nach unten ($\wedge$) gebogen.

Die gewöhnlich trimeren (Abb. **115**c–e) und (wenn zwittrig) pentazyklischen Blüten sind häufig eingeschlechtig und monözisch oder diözisch meist in reichverzweigten Infloreszenzen angeordnet. Bemerkenswert ist das Vorkommen sekundär polyandrischer Blüten in verschiedenen Untergruppen der Familie (Abb. **115**f). Jedes der meist 3 Ovarfächer enthält eine funktionelle Samenanlage. Vielfach finden sich Septalnektarien. Als Bestäuber wurden Käfer, Fliegen und Bienen beobachtet; bei gewissen Gruppen scheint auch der Wind eine Rolle zu spielen. Schließfrüchte herrschen vor in Form von Beeren oder Steinfrüchten. Eigentümlich sind die mit rückwärts gerichteten Schuppen gepanzerten Beeren der lepidocaryoiden Palmen (Abb. **115**h). Das Mesokarp ist oft faserig. Im Endosperm herrscht Hemicellulose vor; flüssiges (nukleäres) Endosperm stellt die „Milch" der Kokosnuß dar. Die größten Samen des Pflanzenreichs stammen von der Seychellen-Nuß *(Lodoicea maldivica);* sie werden 10 kg schwer und benötigen angeblich 10 Jahre zu ihrer Entwicklung (Abb. **115**g).

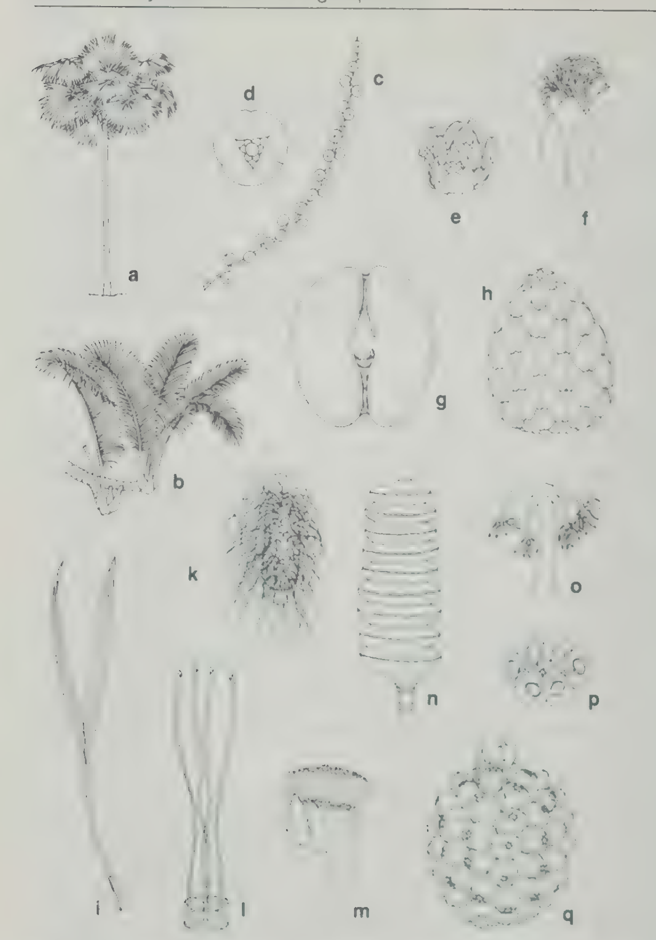


Abb. 115 *Arecales, Cyclanthales, Pandanales.* – **a)** Fächerpalme: *Chelyocarpus dianeurus.* **b)** Fiederpalme: *Nypa fruticans.* **c–d)** *Chamaedorea elegans.* c. Infloreszenzast, weiblich. d. Weibliche Blüte. **e)** *Chelyocarpus ulei,* Blüte. **f)** *Aristeyera spicata,*, männliche Blüte. **g)** *Lodoicea maldivica,* Endokarp einer Frucht. **h)** *Raphia ruffia,* Frucht. **i)** *Sphaeradenia woodsonii,* Laubblatt. **k)** *Carludovica* spec., Blütenstand. **l)** *Asplundia* spec. (= *Carludovica plicata),* weibliche Blüte. **m)** *A. costaricensis,* männliche Blüte. **n)** *Cyclanthus bipartitus,* Blütenstand. **o)** *Pandanus leiophyllus,* männliche Blüte. **p)** *P. pygmaeus,* weibliche Blüte. **q)** *P. antaresensis,* Fruchtstand. (a, b, e, f nach Moore u. Uhl, i nach Wilder, k, l, n nach Drude, m nach Harling, o, q nach Stone, p nach Solms).

Viele Palmen haben eine überragende Bedeutung als Nahrungs- und Baustofflieferanten. Die Kokospalme *(Cocos nucifera)* liefert mit ihren Nüssen das nährstoffreiche Endosperm, die Schalen werden als Gefäße verwendet, Blätter zum Hausbau und ihre Fasern für Gewebe. Ferner werden genutzt das Öl der Ölpalme *(Elaeis guineensis)* und anderer Gattungen, die Früchte (Datteln) der Dattelpalme *(Phoenix dactylifera)* und der Arecapalme *(Areca catechu)*. Der Dattelkern ist kein Endokarp, sondern Reservecellulose des Endosperms. Bei der Gattung *Phytelephas* wird diese harte Reservecellulose zu Knöpfen verarbeitet. In Europa heimisch ist nur eine Art *(Chamaerops humilis)* im westlichen Mittelmeergebiet.

Literatur

Belin-Depoux, M., Hering de Queiroz, M. 1972: Remarques sur le développement des feuilles des palmiers: Rapprochement avec d'autres Monocotylédones. – Phytomorphology 21: 337–353.

Fisher, J. B., Moore, H. E. jr. 1977: Multiple inflorescences in palms *(Arecaceae)*: Their development and significance. – Bot. Jahrb. Syst. 98: 573–611.

Haccius, B., Philip, V. J. 1979: Embryo development in *Cocos nucifera* L.: A critical contribution to a general understanding of palm embryogenesis. – Plant Syst. Evol. 132: 91–106.

Langlois, A. C. 1976: Supplement to Palms of the world. – University Presses of Florida, Gainesville.

Moore, H. E. 1973: The major groups of palms and their distribution. – Gentes Herbarum 11,2.

Moore, H. E., Uhl, N. W. 1973: Palms and the origin and evolution of Monocotyledons. – Quart. Rev. Biol. 48: 414–436.

Periasamy, K. 1977: Morphological and ontogenetic studies in palms. VI. On the ontogeny of plication in the palm leaf. – Proc. Indian Acad. Sci. 85 B: 269–273.

Silberbauer-Gottsberger, I. 1973: Blüten- und Fruchtbiologie von *Butia leiospatha (Arecaceae)*. – Oesterr. Bot. Z. 121: 171–185.

Schmid, R. 1970: Notes on the reproductive biology of *Asterogyne martiana (Palmae)*. II. Pollination by syrphid flies. – Principes 14: 39–49.

Thanikaimoni, G. 1970: Pollen morphology, classification and phylogeny of *Palmae*. – Adansonia, Sér 2, 10: 347–366.

Tomlinson, P. B. 1979: Systematics and ecology of the *Palmae*. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 85–107.

Uhl, N. W., Moore, H. E. jr. 1971: The palm gynoecium. – Amer. J. Bot. 58: 945–992.

– 1977: Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. – Biotropica 9: 170–190.

– 1980: Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms. – Ann. Bot. 45: 57–75.

Zimmermann, M. H., Tomlinson, P. B. 1974: Vascular patterns in palm stems: Variations of the *Rhapis* principle. – J. Arn. Arboret. 55: 402–424.

Ordnung Cyclanthales

Die Ordnung mit der einzigen Familie **Cyclanthaceae** kommt nur im tropischen Amerika vor. *Cyclanthaceae* gleichen im Bau ihrer Laubblätter (besonders die Gattung *Carludovica)* manchen Fächerpalmen (Abb. **115**i). Sie werden aber niemals so hohe Bäume wie diese,

manche bleiben sogar krautig, wenige wachsen epiphytisch. Bei den meist nur mit einem einfachen Perianth versehenen, in Kolben (Abb. **115**k) stehenden Blüten sind die männlichen (wie auch bei manchen Palmen) polyandrisch (Abb. **115**m), die weiblichen 4zählig, mit lang fadenförmigen Staminodien (Osmophoren!) (Abb. **115**l) und zahlreichen Samenanlagen an parietaler Plazenta. Höchst eigentümlich sind die Kolben bei *Cyclanthus* differenziert, wo die männlichen und weiblichen Blüten zu separaten, alternierenden Ringen verwachsen (Abb. **115**n). Als Bestäuber wurden Käfer beobachtet. Bei der Fruchtreife werden die Kolben fleischig. Ähnlich wie bei gewissen *Araceae (Monstera)* und *Pandanaceae (Freycinetia)* löst sich die Peripherie des Kolbens ab und gibt weiter innen die leuchtend rot differenzierten Teile frei **(Carludovicoideae),** oder dann lösen sich die miteinander verwachsenen Früchte als Ganze voneinander.

Literatur

Wilder, G. J. 1976: Structure and development of leaves of *Carludovica palmata (Cyclanthaceae)* with reference to other *Cyclanthaceae* and *Palmae*. – Amer. J. Bot. 63: 1237–1256.

Wilder, G. J. 1979: Structure and symmetry of species of the *Sphaeradenia* group *(Cyclanthaceae): Stelestylis stylaris, Sphaeradenia woodsonii*, and *Ludovica* spp. – Bot. Gaz. 140: 338–355.

Ordnung Pandanales

Die *Pandanales* enthalten ebenfalls nur eine Familie, die **Pandanaceae** (Schraubenpalmengewächse). Im Gegensatz zu den *Cyclanthales* sind sie rein paläotropische Schopfbäume *(Pandanus)* oder Kletterpflanzen *(Freycinetia)* mit gedreht 3zeiliger Anordnung der ungeteilten Laubblätter. Die meisten Arten bewohnen Regenwaldgebiete. Die perianthlosen, eingeschlechtigen, diözisch verteilten Blüten sind komplex verzweigt in Kolben (weiblich) oder lockeren Aggregaten (männlich) angeordnet. Ihr genauerer Bau ist noch in vielem ungeklärt. Die männlichen Blüten bestehen aus mehreren, oft ungleich hoch miteinander verwachsenen Stamina (Abb. **115**o), die weiblichen aus einem vielkarpelligen (dann nur eine Samenanlage je Karpell) oder wenigkarpelligen Gynoecium (dann viele Samenanlagen je Karpell) (Abb. **115**p). *Freycinetia* wird durch Fledermäuse bestäubt. Die massiven Fruchtstände von *Pandanus* sind aus Steinfrüchten zusammengesetzt (Abb. **115**q), die kleineren von *Freycinetia* aus Beeren. *Pandanus edulis* wird der Früchte wegen kultiviert, von *Pandanus utilis* werden Blätter und Fasern genutzt.

Literatur

Cheah, C. H., Stone, B. C. 1975: Embryo sac and microsporangium development in *Pandanus (Pandanaceae)*. – Phytomorphology 25: 228–238.

Huynh, K.-L. 1977: L'appareil male de quelques *Pandanus* du sous-genre *Vinsonia (Pandanaceae)* et sa signification taxonomique, phylogénique et évolutive. – Beitr. Biol. Pfl. 53: 447–471.

Stone, B. C. 1972: A reconsideration of the evolutionary status of the family *Pandanaceae* and its significance in Monocotyledon phylogeny. – Quart. Rev. Biol. 47: 34–45.

– 1977: The morphology and systematics of *Pandanus* today *(Pandanaceae)*. – The Garden's Bull., Singapore, 29: 137–142.

Zimmermann, M. H. et al. 1974: Vascular construction and development in the stems of certain *Pandanaceae*. – Bot. J. Linn. Soc. 67: 21–41.

Ordnung Arales

Die *Arales* sind fast durchweg krautige Pflanzen. Eine Eigentümlichkeit liegt im beachtlichen Spielraum der Dimensionen ihrer vegetativen Organe, von den mehrere Meter langen Laubblättern einiger *Araceae* bis zu den winzigen, extrem reduzierten Vegetationskörpern der Zwerglinsen (Abb. **116**a, b). Die Blüten sind meist klein, doch relativ vielfältig gebaut. Wenn ein Perianth vorkommt, ist es unscheinbar. Das Gynoecium ist vielfach einräumig und zeigt dann basale, oft orthotrope, bitegmische, meist crassinucellate Samenanlagen. Der einfach racemös gebaute Blütenstand wird von einem größeren oder unbedeutenden Hochblatt (Spatha) umgeben. Das Endosperm entwickelt sich zellulär. Die Mikropyle differenziert sich teils zu einem Samendeckel, der bei der Keimung abgehoben wird. Im ganzen werden die *Arales* mehr durch stufenweise ähnliche Gattungen als durch konstante Merkmalskomplexe zusammengehalten, abgesehen von einigen embryologischen Charakteristika. Die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen scheinen zu den *Cyclanthales* zu bestehen.

Die **Araceae** (Aronstabgewächse), von mehrheitlich tropisch-subtropischer Verbreitung und hauptsächlich in Regenwäldern, haben vielfältige Wuchsformen ausgebildet, neben terrestrischen auch kletternde und epiphytische. Ihre Blattspreiten sind charakteristischerweise breit, mit einer Mittelrippe und paralleler Fiedernervatur (Abb. **116**f). Bei Dracontium gigas ist ein einziges Blatt mehrere Meter hoch (Abb. **116**a). Eigentümlich erscheinen die Blattperforationen bei *Monstera* (*„Philodendron“*, Abb. **23**d), die ontogenetisch ähnlich wie die „Fiederung“ bei den Palmen und *Cyclanthaceae* durch Absterben bestimmter Gewebebezirke zustandekommen. Es gibt aber auch Gattungen mit echt (d. h. ontogenetisch primär) gefiederten Blättern (z. B. *Amorphophallus, Dracontium,* Abb. **116**a).

Vielfältig differenziert sind die kolbigen Blütenstände der *Araceae*. Bei verschiedenen Gattungen fungiert das sterile Kolbenende oder seltener die Spitze der Spatha als Osmophor (bei *Amorphophallus titanum* über meterlang, bei *Arisaema fimbriatum* pinselartig differenziert, Abb. **116**e). Kolben und Spatha bilden zusammen oft eine

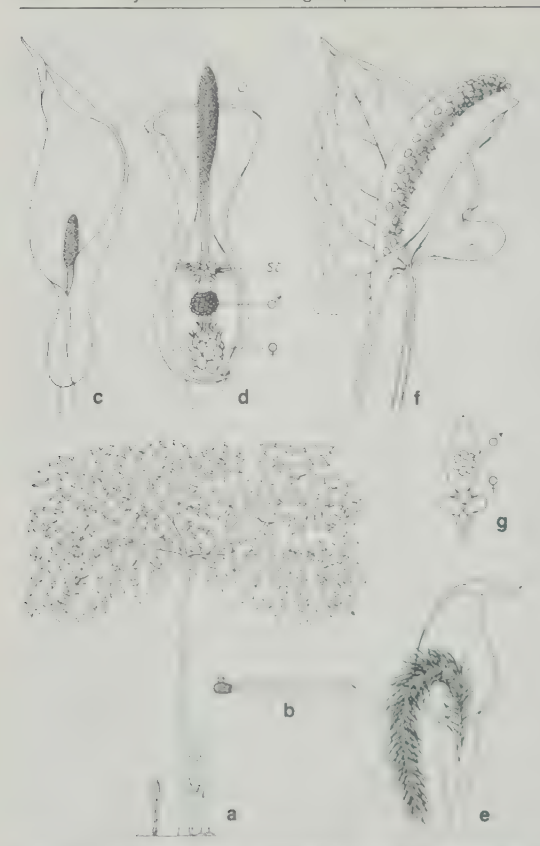


Abb. 116 *Arales*. – **a–b)** Größenextreme. a. *Dracontium gigas*, Blatt und Blütenstand. b. *Wolffia arhiza* auf Streichholz. c–d. *Arum maculatum*. **c)** Blütenstand mit Spatha. **d)** Blütenstand mit geöffneter Spatha (o: Osmophor, st: sterile Blüten als Reuse, männliche und weibliche Blüten darunter). **e)** *Arisaema fimbriatum*, Blütenstand mit pinselförmigem Osmophor. **f)** *Spathicarpa sagittifolia*, Blütenstand einseitig der Spatha aufgewachsen, Laubblatt. **g)** *Pistia stratiotes*, Blütenstand, basal einseitig der Spatha aufgewachsen. (a nach Engler, e nach Vogel).

hochelaborierte Kesselfalle, in welche Fliegen und Käfer geraten, die von den vielfach Aas- oder Kotgeruch verbreitenden Osmophoren angelockt werden. Bei *Cryptocoryne* kommen Unterwasserkesselfallen vor, bei denen nur der Eingang schnorchelartig in die Luft ragt. Bei *Spathicarpa* (ohne Kesselfalle) sind Kolben und Spatha miteinander kongenital verwachsen (Abb. **116**f, **117**b).

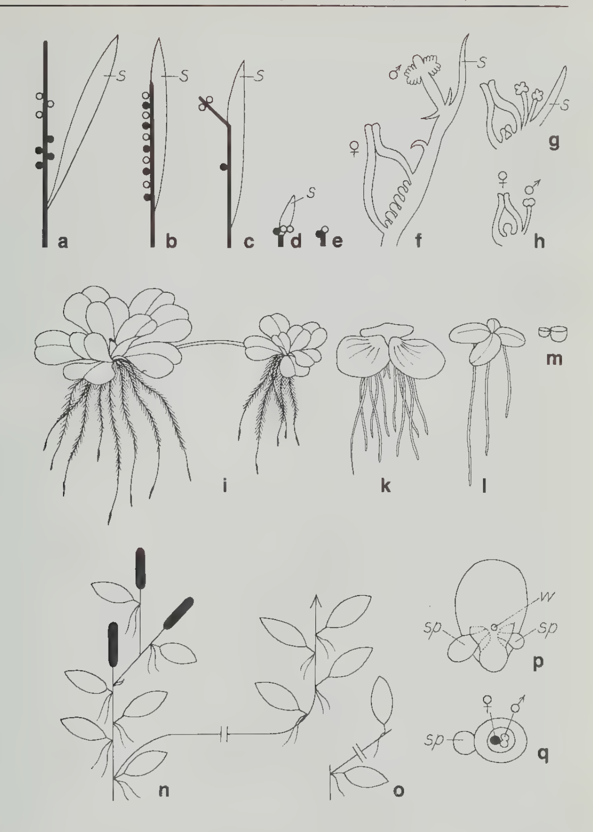


Abb. 117 *Arales.* – **a–e)** Infloreszenzschemata (s: Spatha, weiße Kreise: männliche Blüten, schwarze Kreise: weibliche Blüten. a *Arum.* b. *Spathicarpa.* c. *Pistia.* d. *Spirodela, Lemna.* e. *Wolffia, Wolffiella.* **f–h)** Längsschnitte durch Infloreszenzen. f. *Pistia.* g. *Spirodela.* h. *Wolffia.* **i–m)** Habitusbilder. i. *Pistia.* k. *Spirodela.* l. *Lemna.* m. *Wolffia.* **n–o)** Verzweigung und vegetative Fortpflanzung n. *Pistia.* o. *Lemna.* **p)** *Lemna*-Pflänzchen von unten (w: Wurzel, sp: junges Sproßglied). **q)** Blühendes *Wolffia*-Pflänzchen von oben. (n nach Meusel).

Die kleinen, unscheinbaren Einzelblüten sind meist eingeschlechtig, oft 3zählig, vielfach nur mit einfachem oder ohne Perianth. Nektar fehlt oder wird in Form von Narbensekret (bei *Spathicarpa* auf Staminodien) dargeboten. In den männlichen Blüten verschiedener Gattungen sind die Stamina zu Synandrien verwachsen. Die Früchte entwikkeln sich meist zu Beeren. Bei *Monstera deliciosa* sind sie genießbar,

enthalten jedoch wie bei gewissen *Cyclanthaceae* eine unattraktive Außenschicht.

Der auch in Mitteleuropa vorkommende Aronstab (*Arum maculatum*) bildet komplizerte Kesselfallen mit Osmophor, separaten Ringen männlicher, weiblicher und steriler, als Reusenhaare ausgebildeter Blüten (Abb. **116**c, d, **117**a). Die Kessel enthalten oft Hunderte kleiner Mücken. *Amorphophallus*-Arten werden wegen ihrer stärkehaltigen Knollen in den Tropen als Nahrungspflanzen kultiviert.

Vom evolutionären Gesichtspunkt aus besonders interessant erweist sich die freischwimmende Gattung *Pistia* (Wassersalat). Die unbenetzbaren Blattrosetten (Abb. **117**i) enthalten kleine, rückgebildete Infloreszenzen mit nur einer weiblichen und etwa 7 männlichen Blüten, die je nur aus total zu Synandrien vereinigten Staubblattpaaren bestehen (Abb. **116**g, **117**c, f). Die Pflanzen vermehren sich stark vegetativ durch Rosetten an Ausläufern (Abb. **117**i, n).

Pistia vermittelt den Übergang zur Familie der **Lemnaceae** (Wasserlinsengewächse). Diese sind fast weltweit verbreitete, winzige, freischwimmende Pflänzchen mit Sproßgliedern ohne deutliche Differenzierung in Achse und Blatt. Bei *Spirodela* und *Lemna* werden noch mehrere bzw. eine Wurzel gebildet (Abb. **117**k, l). Bei der nur stecknadelkopfgroßen *Wolffia* – der allerkleinsten Blütenpflanze überhaupt! – fehlen Wurzeln sogar (Abb. **116**b, **117**m). Die Wasserlinsen vermehren sich vorwiegend vegetativ (Abb. **117**o). Ihre Blüten sind extrem reduziert auf je 1 Stamen oder 1 einfaches, flaschenförmiges Gynoecium mit einer oder mehreren grundständigen Samenanlagen (Abb. **116**g, h). Sie stehen in Taschen seitlich an den Sproßgliedern, wo sich sonst vegetative Knospen bilden (Abb. **117**p), oder auf ihrem Rücken (Abb. **117**q). Die Schuppen in den seitlichen Taschen sind möglicherweise den Spathae bei *Araceae* homolog. Die Bestäubung erfolgt vielleicht durch Fliegen. Die unscheinbaren Früchte werden vom Wasser verbreitet.

Literatur

Croat, T. B. 1979: The distribution of *Araceae*. – In: Larsen, K., Holm-Nielsen, L. B. (eds.): Tropical Botany, 291–308. – Academic Press, London.

– 1980: Flowering behavior of the neotropical genus *Anthurium* (*Araceae*). – Amer. J. Bot. 67: 888–904.

French, J. C., Tomlinson, P. B. 1980: Preliminary observations on the vascular system in stems of certain *Araceae*. – In: Brickell, C. D. et al. (eds): Petaloid Monocotyledons. – Linn. Soc. Symp. Ser. 8: 105–115.

Hamashima, S. 1978: Seed germination in three *Lemna* species. – J. Jap. Bot. 53: 28–31.

Den Hartog, C., van der Plas, F. 1970: A synopsis of the *Lemnaceae*. – Blumea 18: 355–368.

Hotta, M. 1971: Study of the family *Araceae*. General remarks. – Jap. J. Bot. 20: 269–310.

Ivanova, I. E. 1970: Certain characteristic features of flowering and pollination in duckweeds (*Lemnaceae* S. Gray). – Bot. Žurn. U. S. S. R. 55: 649–659.

Kaplan, D. R. 1970: Comparative foliar histogenesis in *Acorus calamus* and its bearing on the phyllode theory of Monocotyledonous leaves. – Amer. J. Bot. 57: 331–361.

Krajnčič, B., Zvonimir, D. 1979: Flower development in *Spirodela polyrrhiza (Lemnaceae)*. – Plant. Syst. Evol. 132: 305–312.

Landolt, E. (ed.) 1980: Biosystematische Untersuchungen in der Familie der Wasserlinsen. 1. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 70.

Madison, M. 1977: A revision of *Monstera (Araceae)*. – Contr. Gray Herb. 207.

Madison, M. 1979: Protection of developing seeds in neotropical *Araceae*. – Aroideana 2: 52–61.

Manya-Chernej, E. N. 1978: Anatomical and morphological studies of inflorescence in some species of *Araceae*. – Bot. Žurn. U. S. S. R. 63: 510–522.

Riedl, H. 1980: The importance of ecology for generic and specific differentiation in the *Araceae-Aroideae*. – Aroideana 3: 49–54.

Zeunie, Th. M., Mc Clure, J. W. 1977: The flavonoid chemistry of *Pistia stratiotes* L. and the origin of the *Lemnaceae*. – Aquat. Bot. 3: 49–54.

Morphologie und Systematik der Gymnospermen

Wenn man von den heute lebenden Gymnospermen ausgeht, dann ist die Übereinstimmung mit den Angiospermen im Sproßaufbau des Sporophyten und in den Fortpflanzungsverhältnissen besonders im Hinblick auf die Bestäubungsvorgänge, die Reduktion der Gametophyten und die Samenbildung sehr groß. Am Anfang des 19. Jahrhunderts hatte man daher die Gymnospermen noch nicht als selbständige Einheit erkannt, sondern sie zum Teil den Dikotylen, zum anderen Teil den Monokotylen zugeordnet. Es beruhte dies nicht zuletzt auf einem noch ungenügenden Verständnis des Angiospermen-Gynoeciums, indem beispielsweise die Teilfrüchte der Labiaten mit Samen verwechselt wurden. Bei diesen und anderen Angiospermen schien es daher so, als seien die „Samen“ nicht von Karpellen eingeschlossen. Erst nachdem man herausgefunden hatte, daß auch in diesen Fällen die äußere Hülle von einem oder mehreren Fruchtblättern gebildet wird, konnte die Nacktsamigkeit oder Gymnospermie als wichtiges Organisationsmerkmal erkannt und zur Unterscheidung einer eigenen taxonomischen Einheit, der Gymnospermen, herangezogen werden.

Andererseits sind die Gymnospermen morphologisch vergleichsweise uneinheitlich. Das gilt in besonderem Maße, wenn man die recht zahlreichen fossilen Verwandtschaftgruppen einbezieht, die aus dem Mesozoikum und dem Paläozoikum bekannt geworden sind (Abb. **118**). Eine zusammenfassende Darstellung ist daher nur in begrenztem Maße möglich. Vielfach sind auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Formenkreise und ihre Stellung im hierarchischen System noch unsicher. Die hier gewählte Anordnung in sieben zum Teil weiter unterteilten Klassen erhebt daher nicht den Anspruch einer verbindlichen Gliederung, sondern folgt weitgehend dem praktischen Bedürfnis einer übersichtlichen Darstellung.

Allgemeine morphologische Merkmale

Auf eine vollständige Beschreibung von Bau und Entwicklung der Nacktsamer kann verzichtet werden, da sie unnötige Wiederholungen mit sich bringen würde, es sollen vielmehr nur die von den Angiospermen abweichenden Eigenschaften herausgestellt werden. Zu bedenken ist, daß das Wissen über die fossilen Gymnospermen lückenhaft ist

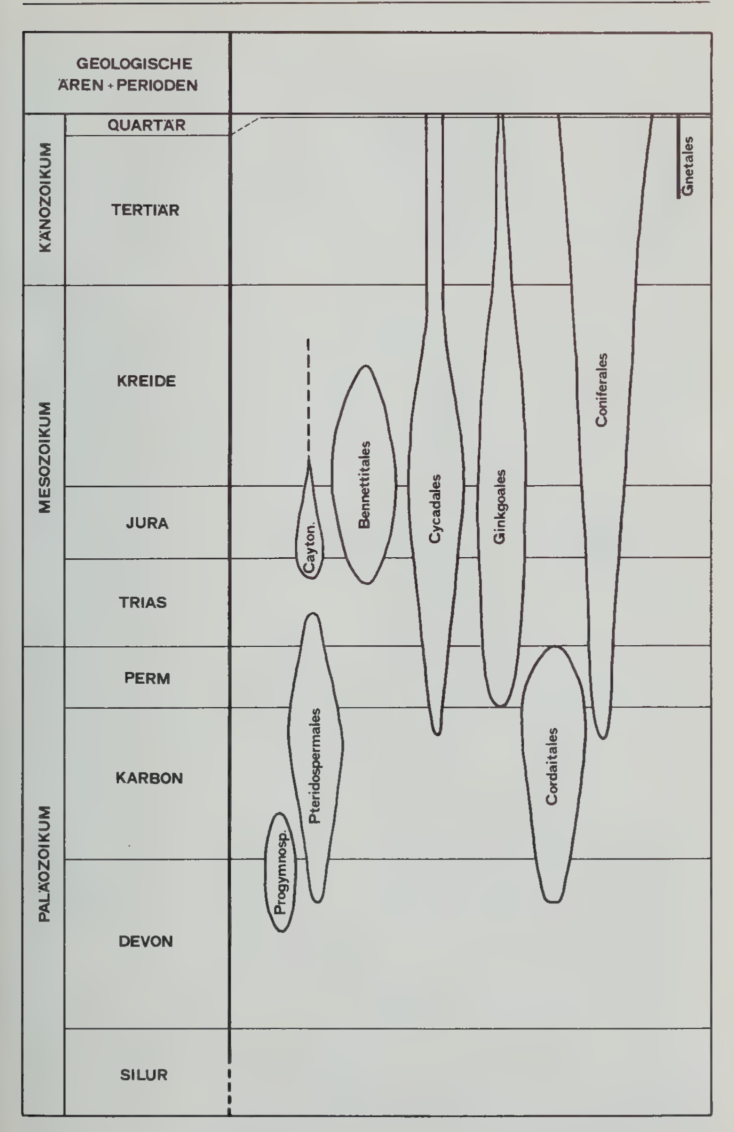


Abb. 118 Rezente und wichtigste fossile Gymnospermengruppen in den geologischen Erdperioden (nach *Sporne* verändert).

und daß wir besonders über den Gametophyten, die Entwicklung des Embryos, den Vegetationskegel und die frühe Organentwicklung ungenügende und oftmals gar keine Kenntnis haben. Aber auch Gestalt und anatomischer Bau der fertig entwickelten Sporophytenorgane lassen sich oft nur mühsam aus unvollkommenem Material rekonstruieren. Wegen der möglichen Irrtümer müssen daher Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen und ihrer Organe immer mit einigem Vorbehalt aufgenommen werden. Die folgende Darstellung stützt sich daher vorwiegend auf die lebenden Nacktsamer.

Der Vegetationspunkt besitzt meistens nicht mehr als eine Tunicaschicht; oftmals ist aber in der Scheitelregion infolge häufiger perikliner Teilungen überhaupt keine stabile Zellage vorhanden (Abb. **125**g). In diesem Fall gehen die Zellen an der Oberfläche erst später, an den Flanken des Vegetationskegels, zur ausschließlich antiklinen Teilungsweise über, so daß sich nachträglich eine gleichmäßige Zellschicht als Epidermis ausbildet. Charakteristisch ist ferner der häufig zu beobachtende sogenannte Zentralmutterzellkomplex, der in gewisser Weise mit dem Initialfeld der Angiospermen verglichen werden kann, der jedoch oftmals nicht an der Oberfläche, sondern mehr im Innern des Vegetationspunktes liegt. Gewöhnlich sind die Zellen hier stark vakuolisiert, und es treten kleine Interzellularräume auf. Darunter kann sich wieder eine stärker meristematische Zone anschließen.

Die Differenzierungsvorgänge in der Sproßachse und die Ausbildung der verschiedenen Gewebe verlaufen ähnlich wie bei den Dikotylen. Es gibt jedoch keine Kräuter, da allgemein entweder durch anhaltendes sekundäres Dickenwachstum holzige Stämme und Äste hervorgebracht werden oder vorwiegendes sehr kräftiges primäres Dickenwachstum einen ausdauernden zylindrischen, häufig nur wenig oder gar nicht verzweigten, weichholzigen Stamm entstehen läßt.

Die Vielfalt der Zelltypen in den fertig entwickelten Organen ist geringer als bei den Angiospermen; es fehlen u. a. Kollenchymzellen, im Phloem werden meist nur Siebzellen ohne echte Geleitzelle ausgebildet, und das sekundäre Holz besteht, von einigen Ausnahmen abgesehen, neben den Markstrahlen und wenig Holzparenchym nur aus Tracheiden. Da diese alle die gleiche tangentiale Ausdehnung haben, erscheint das Holz im mikroskopischen Querschnitt aus sehr regelmäßigen radialen Zellreihen aufgebaut (Abb. **128**e). Das Protoxylem besteht, wie bei den Angiospermen, aus ringförmig oder spiralig verstärkten Elementen, das sekundäre Holz dagegen im allgemeinen aus Tracheiden mit runden, oft auffallend großen Hoftüpfeln, die nahezu die ganze Breite einer Tracheide einnehmen können (Abb. **125**h), vielfach aber auch in zwei oder mehr Längsreihen angeordnet sind. Charakteristisch ist eine zentrale Verdickung der Schließhaut im Innern der Höfe. Beim Übergang vom primären zum sekundären Holz

sind meist einige Tracheiden mit netziger Verdickung, manchmal auch solche mit leiterförmiger Tüpfelung eingeschaltet.

Die Blattformen sind sehr vielgestaltig; im ganzen herrschen aber xeromorphe, mehrere Vegetationsperioden überdauernde und häufig auch mehr oder weniger reduzierte Blätter vor. Das Unterblatt ist bei den Laubblättern undeutlich oder gar nicht entwickelt, es fehlen daher Stipeln und auffällige Blattscheiden; an Nieder- und Hochblättern kann jedoch ein verbreiterter Blattgrund, eventuell auch mit stipelartigen Fortsätzen, vorhanden sein (Abb. **129**d, h). Soweit flächige Blattspreiten oder Blattfiedern vorkommen, besitzen sie meistens eine dichotome Nervatur (Abb. **120**a, **125**c, **131**d).

Die Blüten oder blütenartigen Organgruppen sind fast allgemein eingeschlechtig. Sehr häufig bilden sie dichtgedrängte, oft zapfenförmige Blüten bzw. Blütenstände (Abb. **123**b–d, **127**a, e, **129**a, c, **131**a u. a.). Die Blütenorgane weisen wesentliche morphologische und anatomische Verschiedenheiten auf, die in den einzelnen taxonomischen Einheiten zu besprechen sein werden. Größere Einheitlichkeit herrscht dagegen im Bau der Pollensäcke und Samenanlagen, in Bau und Entwicklung der Gametophyten sowie in den Bestäubungsvorgängen.

Die Öffnung der in wechselnder Zahl den Stamina aufsitzenden Pollensäcke wird vorwiegend durch die besonders ausgebildete äußere Wandschicht, das Exothecium, bewirkt (Abb. **124**a). Die Pollenkörner, deren Wand im allgemeinen einfacher gebaut ist als bei den Angiospermen, enthalten den stark reduzierten männlichen Gametophyten, der aber neben einer, sehr selten mehreren spermatogenen Zellen stets mindestens zwei, oft auch mehr vegetative Zellen ausbildet, die als Reste des Prothalliums bzw. eines Antheridiums (Stielzelle) interpretiert werden (Abb. **124**d, **130**c, d).

Die Samenanlagen werden nicht von Karpellen eingeschlossen, sondern sind fast immer frei zugänglich (Abb. **120**f, **123**e–g, **125**b, e, f, **126**c u. a.); hieraus leitet sich der Name für die Unterabteilung der Gymnospermen oder Nacktsamer ab. Gleichwohl sind die Samenanlagen häufig zwischen den dicht übereinander liegenden Organen der weiblichen Zapfen verborgen und äußerlich nicht sichtbar (Abb. **123**d, **129**a, c, **131**a). Meist besitzen sie nur ein ziemlich dickes Integument, das hoch hinauf mit dem Nucellus verwachsen sein kann (Abb. **120**e, **124**b, **125**e, **127**c). Wie bei den Angiospermen gehen aus einer sporogenen Zelle vier haploide Megasporen hervor, von denen sich nur eine weiterentwickelt. Diese nimmt jedoch sehr stark an Größe zu, wobei im Innern freie Kernteilungen stattfinden. Zu einem späteren Zeitpunkt wird die Zellwandbildung nachgeholt, und es entsteht ein vielzelliges, im Nucellus eingeschlossen bleibendes Prothallium. Am distalen, der Mikropyle zugewendeten Ende differenzieren sich aus stark vergrößerten Epidermiszellen gewöhnlich mehrere, manchmal auch

viele Archegonien; sie sind in das Prothallium eingesenkt und mit diesem verbunden, so daß man im fertigen Zustand nur die sehr große Eizelle, einige Halszellen und eine Bauchkanalzelle erkennt (Abb. **124**b, c). Häufig umgibt eine endothelartige Schicht plasmareicher Zellen die einzelnen Archegonien oder den ganzen Archegonienkomplex.

In der Regel findet die Bestäubung durch den vom Wind übertragenen Pollen schon vor der Reifung der Eizelle und oftmals sogar vor der Entwicklung des weiblichen Gametophyten statt; Bestäubung und Befruchtung können daher zeitlich weit auseinander liegen. Sehr charakteristisch für die Gymnospermen ist die Bildung eines Bestäubungstropfens. Er besteht aus einem nektarartigen Sekret, das vom Nucellusscheitel ausgeschieden wird und zur Blütezeit aus der Mikropyle hervortritt (Abb. **131**k). Der Pollen, der direkt bis an die Samenanlage gelangen kann, wird vom Bestäubungstropfen aufgefangen und später durch Resorption der Flüssigkeit in die Mikropyle hineingezogen oder er sinkt in anderen Fällen auch durch sein spezifisches Gewicht nach unten. Er erreicht so den Nucellusscheitel, an dem häufig durch teilweise Auflösung des Nucellusgewebes eine Pollenkammer entsteht (Abb. **120**d, **124**b, **125**e, **133**d). Hier bilden sich Pollenschläuche aus, welche die Nucelluswand durchwachsen und zu den Archegonien vordringen. Währenddessen sind aus der spermatogenen Zelle zwei Gameten hervorgegangen, von denen jeweils einer mit einer Eizelle verschmelzen kann (Abb. **124**c, d, **130**c, d).

Die Entwicklung der Embryonen beginnt meistens mit einer kleineren oder größeren Zahl von freien Kernteilungen. Im späteren zellulären Stadium werden die Embryonen meist durch lange, oft sehr lange Suspensoren in das Prothallium hineingeschoben (Abb. **130**e). Im Gegensatz zu den Angiospermen dient das haploide Prothallium als Nährgewebe, das daher auch primäres Endosperm genannt wird. Bei der Keimung tritt zuerst die zur Mikropyle gewendete Primärwurzel hervor, die sich anfangs durch eine sehr mächtige, nicht gegen das Periblem abgegrenzte Wurzelhaube auszeichnet (Abb. **130**f). Die Keimblätter, von denen zwei, häufig aber auch mehr vorhanden sind, neigen dazu, längere Zeit oder auch ganz als Saugorgane in der Samenhülle zu verbleiben.

Literatur

Andrews, H. N. 1961: Studies in Palaeobotany. – New York.

Arnold, C. A. 1947: An introduction to Palaeobotany. – New York, London. – 1948: Classification of Gymnosperms from the viewpoint of palaeobotany. – Bot. Gaz. 110: 2–12.

Chamberlain, C. J. 1935: Gymnosperms, structure and evolution. – New York (Reprint 1966).

Ehrendorfer, F. 1978: *Spermatophyta*. In Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 31. Aufl. S. 699–738.

Foster, A. S. 1939: Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. – Bot. Rev. 5: 454–470.
Foster, A. S., Gifford, E. M. 1974: Comparative morphology of vascular plants. – San Francisco.
Gaussen, H. 1944/79: Les gymnospermes actuelles et fossiles I–XV. – Toulouse.
Gifford, E. M., Corson, G. E. 1971: The shoot apex in seed plants. – Bot. Rev. 37: 143–229.
Gothan, W., Weyland, H. 1973: Lehrbuch der Paläobotanik. – 3. Aufl. Berlin.
Greguss, P. 1955: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. – Budapest.
Guttenberg, H. v. 1961: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. II. Die Gymnospermen. – Handb. Pfl. Anat. 8. 3. – Berlin.
Mägdefrau, K. 1968: Paläobiologie der Pflanzen. – 4. Aufl. Jena.
Napp-Zinn, K. 1966: Anatomie des Blattes. I. Blattanatomie der Gymnospermen. – Handb. Pfl. Anat. 8. 1. – Berlin.
Popham, R. A. 1951: Principle types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. – Ohio J. Sci. 51: 249–270.
Sahni, B. 1920: On the structure and affinities of *Acmopyle pancheri*. – Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B 210: 253–310 (betr. Gliederung der Gymnospermen).
Schnarf, K. 1937: Anatomie der Gymnospermen-Samen. – Handb. Pfl. Anatomie X. 1. – Berlin.
Singh, H. 1978: Embryology of Gymnosperms. – Handb. Pfl. Anat. 10. 2. – Berlin.
Sporne, K. R. 1965: The morphology of Gymnosperms. – London.
Sterling, C. 1963: Structure of the male gametophyte in Gymnosperms. – Biol. Rev. 38: 167–203.
Strasburger, E. 1892: Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei Gymnospermen. – Hist. Beitr. 4: 1–158.
Taylor, T. N. 1976: Patterns in Gymnosperm evolution. – Rev. Palaeobot. Palyn. 21: 1–134.
Zoller, H. 1981: Abteilung *Gymnospermae,* Nacktsamige Pflanzen. – Hegi, Ill. Flora Mitteleuropas 3. Aufl. Bd. 1, Teil 2: 11–148.

Unterabteilung Gymnospermae (Pinophytina)

Nacktsamer

Diagnose

(vgl. Anmerkungen zur Diagnose der Angiospermen, S. 145)

1. Ausschließlich Bäume und Sträucher.
2. Stoffleitungssystem weniger differenziert als bei Angiospermen:
   a) Xylem nur mit Tracheiden; Seitenwände mit großen, meist runden Hoftüpfeln.
   b) Siebzellen ohne Geleitzellen.
3. Laubblätter weniger differenziert:
   a) Unterblatt unentwickelt; keine auffälligen Blattscheiden, Stipeln usw.
   b) Nervatur in flächigen Blättern oder Fiedern meist dichotom.
4. Vegetationspunkt ohne oder mit einschichtiger Tunica.
5. Pollenübertragung durch den Wind:
   a) Blüten eingeschlechtig.
   b) Keine Nektarproduktion, keine differenzierte Blütenhülle.

6. Bau der Staubblätter, Zahl und Anordnung der Pollensäcke sehr variabel. Faserschicht der Pollensäcke meist epidermal (Exothecium).
7. Ectexine der Pollenkörner einfacher gestaltet, nicht tectat-columellat.
8. Samenanlagen und Samen nicht in Megasporophyllen (Karpellen) eingeschlossen; z. T. Megasporophylle fehlend oder nicht nachweisbar.
9. Samenanlagen orthotrop, mit einem Integument.
10. Gametophyten weniger stark reduziert:
    a) Mikrogametophyt 4- oder mehr(viel)zellig.
    b) Megagametophyt vielzellig, meist mit rudimentären Archegonien.
11. Am Beginn der Embryogenese meist einige bis viele freie Kernteilungen, Bildung langer Suspensoren. Keimling mit mächtiger Wurzelhaube.
12. Endosperm primär, d. h., das haploide Prothallium wird zum Nährgewebe.

Klasse Archaeopteridatae (Progymnospermae)

Die Erkenntnis, daß die Progymnospermen einen zusammengehörigen Formenkreis bilden, ist noch jungen Datums. Den ersten Anstoß gab im Jahre 1960 die Entdeckung, daß die mitteldevonischen, zu den Primofilices gerechneten farnwedelartigen Strukturen von *Archaeopteris* und das sekundäre Gymnospermenholz der Gattung *Callixylon* zusammengehören, daß es sich also um baumförmige Gewächse handeln muß (Abb. **119**c). Später wurden weitere Fossilien hiermit in Zusammenhang gebracht, die man früher den Cordaiten, Primofilices oder selbst den Psilophyten zugeordnet hatte. Danach sind die Progymnospermen aus der Zeit etwa vom mittleren Devon bis zum mittleren Karbon bekannt.

Ähnlich wie bei den Primofilices ist meistens eine deutliche Differenzierung in Sproßachse und Blätter nicht vorhanden, da auch die letzten Verzweigungen mehr oder weniger achsenartig ausgebildet sind. Die einfachen Sporangien, die gewöhnlich terminal an den letzten Verzweigungen, zum Teil an besonderen fertilen Sproßsystemen stehen, lassen keine Geschlechterdifferenzierung erkennen, es sind demnach auch noch keine für die übrigen Spermatophyten charakteristischen Samenanlagen entwickelt (Abb. **119**a, b). In der Gattung *Archaeopteris* finden sich jedoch einige Arten mit flächigen, gabelnervigen Blättern, die spiralig an den Ästen angeordnet sind, und mit Sporan-



Abb. 119 *Archaeopteridatae.* **a, b)** *Pertica varia.* a. Vegetativer Sproßteil mit gabeligen Endverzweigungen. 1 : 6. b. Zweigstück mit sporangientragenden Abschnitten. 1 : 2. **c–e)** *Archaeopteris.* c. Habitusbild. 1 : 330. d. Zweigstück mit spiralig angeordneten blattartigen Endverzweigungen. 1 : 1. e. Sporangientragendes Blattäquivalent. 1,7 : 1. (a, b nach Granoff, Gensel u. Andrews, c, d nach Beck, e nach Carluccio, Hueber u. Banks).

gien, die nicht endständig, sondern basalwärts den Sporophyllen, d. h. umgeformten, den Laubblättern ihrer Stellung nach homologen Organen aufsitzen (Abb. **119**d, e). In einigen Fällen wurde bei *Archaeopteris* auch Heterosporie festgestellt. Die Progymnospermen dürfen danach wahrscheinlich als Bindeglieder zwischen den Primofilices und den eigentlichen Gymnospermen angesehen werden.

Literatur

Beck, C. B. 1960: The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. – Brittonia 12: 351–368. – 1962: Reconstruction of *Archaeopteris* and further considerations of its phylogenetic position. – Amer. J. Bot. 49: 372–392.

– 1971: On the anatomy and morphology of lateral branch systems of *Archaeopteris*. – Amer. J. Bot. 58: 758–784. – 1976: Current status of the *Progymnospermopsida*. – Rev. Palaeobot. Palyn. 21: 5–23.
Carluccio, L. M., Hueber, F. M., Banks, H. P. 1966: *Archaeopteris macilenta*. anatomy and morphology of its frond. – Amer. J. Bot. 53: 719–730.
Scheckler, S. E. 1976/78: Ontogeny of Progymnosperms. I. Shoots of Upper Devonian *Aneurophytales*. II. Shoots of Upper Devonian *Archaeopteridales*. – Canad. J. Bot. 54: 202–219; 56: 3136–3170.

Klasse **Lyginopteridatae (Pteridospermae)**

Samenfarne

Die Samenfarne im weitgefaßten Sinne stellen eine sehr vielgestaltige Gruppe dar, von der wir Kunde durch Fossilfunde in den Ablagerungen vom oberen Devon bis zur unteren Kreide haben. Ihr Name bezieht sich auf die häufig farnartige äußere Erscheinung und die Ausbildung von Megasporangien, die alle wesentlichen Baueigentümlichkeiten von Samenanlagen aufweisen. Die Sproßachsen sind durchweg verholzt, doch ist das sekundäre Holz, soweit bekannt, manoxyl, d. h., es ist weich, mit weiten parenchymatischen Strahlen durchsetzt, und es hat einen relativ geringen Anteil an der Gesamtmasse der Achsenorgane.

Ordnung Lyginopteridales

Es handelt sich hier um die Samenfarne im engeren Sinne, die vor allem im Karbon entwickelt waren und einen wesentlichen Anteil an der Bildung der Steinkohle hatten. Wie bei den Progymnospermen sind oft keine deutlich von den Sproßachsen differenzierten Blattorgane vorhanden, doch überwiegen Formen mit flächigen, meist dichotomen Endverzweigungen und mit fiederartigen, gabelnervigen Organteilen; häufig kommen große, feingegliederte, farnwedelartige Strukturen von bis zu ein oder zwei Metern Länge vor (Abb. **120**a, f). Da mehrheitlich nur Bruchstücke von vegetativen Teilen erhalten sind, ist eine Zuordnung zu bestimmten taxonomischen Einheiten und selbst eine Unterscheidung von den echten Farnen in vielen Fällen nicht möglich.

Die Samenanlagen sind überwiegend von der Mutterpflanze abgelöst gefunden worden, so daß gewöhnlich wenig über ihre Stellung an den Sproßsystemen bekannt ist; sie können aber sowohl terminal an den Endverzweigungen als auch auf der Fläche oder seitlich an blattartigen Teilen der Wedel sitzen (Abb. **120**f). Die meist etwas langgestreckten Pollensäcke stehen zu kleineren oder größeren Gruppen vereinigt oft an scheibenförmigen Trägern (Abb. **120**b), nicht selten sind sie auch mehr oder weniger weit zu Synangien verwachsen. Über den Lebens-

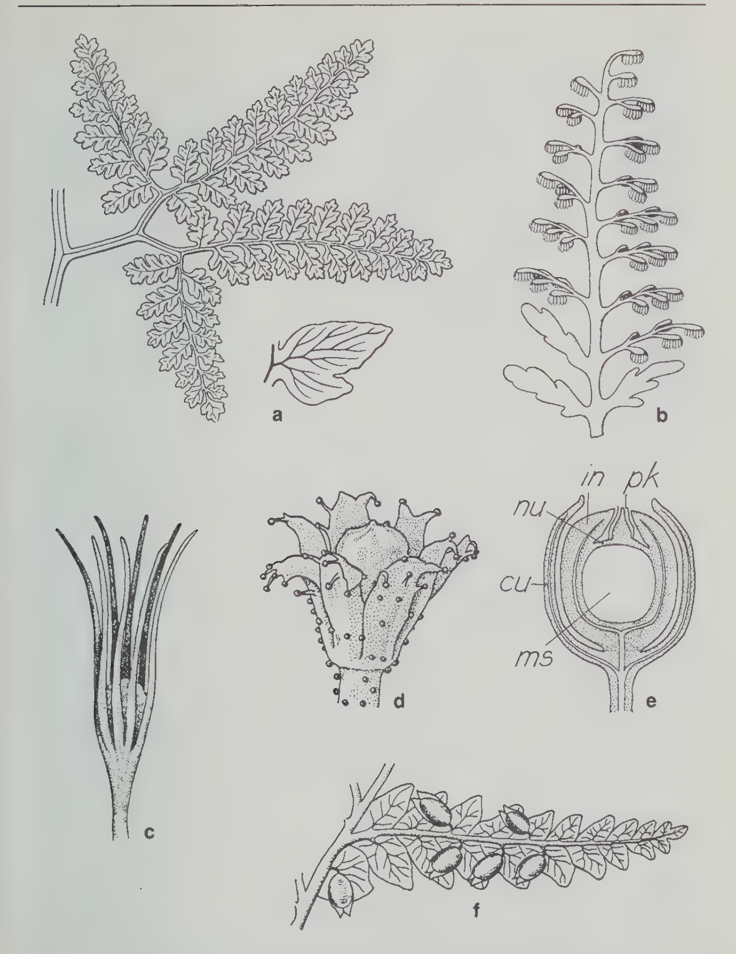


Abb. 120 *Lyginopteridales.* **a)** *Mariopteris* spec. Zweigstück mit blattartigen Endverzweigungen und einzelner Abschnitt. 1 : 7 bzw. 1 : 1. **b–e)** *Lyginopteridaceae.* b. *Crossotheca* spec. Zweigstück mit Mikrosporangien. 1,3 : 1. c. *Genomosperma kidstoni.* Samenanlage mit Cupula. 4 : 1. d, e. *Lagenostoma lomaxi.* Samenanlage mit Cupula und Längsschnitt. 3 : 1. cu = Capula, in = Integument, ms = Megaspore mit Gametophyt, nu = Nucellus, pk = Pollenkammer. **f)** *Medullosaceae, Emplectopteris triangularis.* Zweigstück mit Samen. 1 : 8. (a nach Zimmermann, b, c, f nach Andrews, d, e nach Oliver u. Scott).

zyklus weiß man, daß der Pollen zumindest bei einigen Arten durch die Mikropyle in die Pollenkammer gelangte und daß sich im Nucellus ein weibliches Prothallium mit mehreren Archegonien entwickelte. In Einzelfällen konnte die Ausbildung von Bestäubungstropfen und Pollenschläuchen wahrscheinlich gemacht werden. Ungewiß ist, ob die männlichen Gameten beweglich waren, auch ist noch keine Samenanlage mit einem Embryo gefunden worden. Die Befruchtung fand möglicherweise erst nach der Ablösung von der Mutterpflanze statt.

Im Karbon waren die Samenfarne vor allem durch zwei Familien vertreten. Bei den **Lyginopteridaceaen** sind die Stämme meist relativ schwach entwickelt, und es wird nur wenig sekundäres Holz gebildet; zum Teil hat es sich vielleicht um Kletterpflanzen gehandelt. Das besondere Kennzeichen dieser Familie ist die Cupula, eine zusätzliche mehrgliedrige Hülle um die Samenanlage, die aus benachbarten Teilen der Wedel entstanden sein könnte und eine formenreiche Ausbildung erfahren hat (Abb. **120**c–e). In einigen Gattungen sind mehrere Samenanlagen in einer Cupula enthalten, was vielleicht den Schluß zuläßt, daß es sich bei den einsamigen bereits um reduzierte Formen handelt. Das Integument ist kein einfaches, ungegliedertes Organ, sondern es besteht aus einer Anzahl freier Zipfel, die aber mehr oder weniger weit hinauf mit dem Nucellus verwachsen sein können.

Die **Medullosaceaen** zeichnen sich durch ein kompliziertes Leitgewebesystem im relativ kräftigen Stamm aus, das aus einer Anzahl konzentrischer, z. T. bandförmig breiter Leitbündel besteht, die jedes für sich sekundäres Dickenwachstum aufweisen (Abb. **121**a). Unklarheit herrscht hier über die weiblichen Organe. Ein das Sporangium einhüllendes Gebilde wird teils als Integument, teils als Äquivalent zur Cupula der Lyginopteridaceen interpretiert (Abb. **121**b); im zweiten Fall wird angenommen, daß das Integument fast vollständig mit dem Nucellus verwachsen ist.

Ordnung Glossopteridales

Es ist dies ein noch ungenügend bekannter Verwandtschaftskreis aus dem oberen Karbon und dem Perm der südlichen Hemisphäre. Es sind relativ große, schmale, bis über 20 cm lange, deutlich von der Sproßachse abgesetzte Blätter vorhanden, die eine mehr oder weniger entwickelte Mittelrippe und gabelig verzweigte bis netzig verbundene Seitennerven besitzen (Abb. **121**g). Möglicherweise standen die Blätter quirlig an einem schwachen Stamm. Mikrosporangien und Samen, die den Glossopteridales zugeschrieben werden, sind nur selten in organischer Verbindung mit den vegetativen Teilen gefunden worden. Es scheint, daß sie auf schildförmigen Organen sitzen oder vielleicht auch von zwei solchen klappig angeordneten Gebilden eingeschlossen

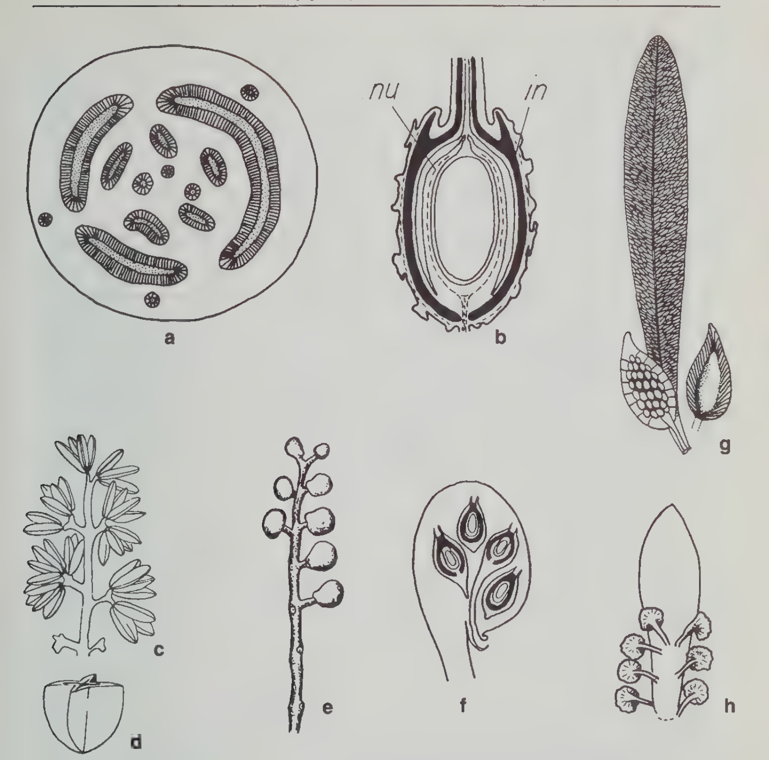


Abb. 121 *Lyginopteridatae.* **a, b)** *Medullosaceae.* a. *Medullosa leuckartii.* Querschnitt durch die Sproßachse. Primäres Xylem schwarz, sekundäres Xylem schraffiert. 1 : 3. b. *Stephanospermum elongatum.* Längsschnitt durch den Samen. 2,5 : 1. in = Integument (Cupula?), nu = Nucellus. **c–f)** *Caytoniales.* c, d. *Caytonanthus arberi.* Mikrosporangien (1,3 : 1) und einzelnes halbiertes Synangium (stärker vergr.). e. *Caytonia nathorstii.* Cupulae tragendes Organ. 1,6 : 1. f. *Caytonia thomasi.* Längsschnitt durch die Cupula mit Samenanlagen. **g, h)** *Glossopteridales.* g. *Hirsutum dutoitides.* Vermutlich samentragende, deckelartige Organe mit Blatt von *Glossopteris indica* verbunden. 1 : 4. h. *Lidgettonia africana.* Fertiles Blatt. 1 : 1,5. (a nach Stewart u. Delevoryas, b nach Hall, c, h nach Thomas, d–f nach Harris, g nach Plumstead).

werden. Diese Strukturen sollen an der Mittelrippe bzw. dem Blattstiel oder auf der Spreitenfläche befestigt gewesen sein (Abb. **121**g, h).

Ordnung Caytoniales

Unter den mesozoischen Pteridospermen haben die etwa von den oberen Triasformationen bis zur unteren Kreide vertretenen Caytonia-

les besonderes Interesse gefunden. Von den vegetativen Organen sind vor allem fiederartige Laubblatteile bekannt geworden. Häufig sitzen vermutlich zwei Paar länglicher Blättchen mit Mittelrippe und gabelig verzweigten, netzig verbundenen Seitennerven beiderseits am Ende eines Blattstieles. Die weiblichen Organe sind kleine beerenartige Gebilde, die mehrere Samenanlagen enthalten. Diese sitzen in Hohlräumen, die durch Kanäle mit dem gemeinsamen Ausgang verbunden sind (Abb. **121**e, f). Als zugehörige männliche Organe sind in Büscheln angeordnete mehrteilige Synangien gefunden worden (Abb. **121**c, d). Man hat die Vermutung geäußert, daß die Caytoniales Vorläufer der Angiospermen gewesen sein könnten. Anscheinend wurde der Pollen jedoch wie bei den lebenden Gymnospermen durch einen Bestäubungstropfen aufgefangen und ins Innere der fruchtartigen Struktur zu den Samenanlagen transportiert. Auch die männlichen Organe sind, abgesehen von der vorkommenden Vierzähligkeit, in ihrem Aufbau nicht mit Angiospermen-Staubblättern vergleichbar.

Erwähnt seien ferner die **Peltaspermales** (oberes Perm, Trias) mit mehr oder weniger schildförmigen Megasporophyllen, die **Corystospermales** (Trias), deren Samen einzeln von helmförmigen Cupulae umgeben sind, und die **Pentoxylales** (Jura), ein eigenartiger Verwandtschaftskreis, der durch etwa 5 konzentrische Achsenleitbündel, hartes, dichtes sekundäres Holz, maulbeerartig gedrängte fleischige Samen und andere besondere Merkmale auffällt und vielleicht eine eigene Klasse bilden sollte.

Literatur

Andrews, H. N. 1940: On the stelar structure of the pteridosperms with particular reference to the secondary wood. - Ann. Miss. Bot. Garden 27: 51–118. - 1948: Some evolutionary trends in the pteridosperms. - Bot. Gaz. 110: 13–31.

Camp, W. H., Hubbard, Mary M. 1963: On the origins of the ovule and cupule in Lyginopteroid Pteridosperms. - Amer. J. Bot. 50: 235–243.

Delevoryas, T. 1955: The *Medullosaceae* - structure and relationships. - Palaeontogr. 77: 114–167.

Halle, T. G. 1933: The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to Pteridosperms. - K. sv. Vetensk. Hdl. 3. Ser. 12 (6): 1–103 (betr. *Peltaspermales*)

Harris, T. M. 1940: *Caytonia*. - Ann. of Bot. 4: 713–734. - 1941: *Caytonanthus*, the microsporophyll of *Caytonia*. - Ann. of Bot. 5: 47–58. - 1951: The relationships of the *Caytoniales*. - Phytomorphology 1: 29–39.

Long, A. G. 1944: On the prothallus of *Lagenostoma ovoides*. - Ann. of Bot. 8: 105–117.

Millay, M. A., Taylor, T. N. 1979: Palaeozoic seed fern pollen organs. - Bot. Rev. 45: 301–375.

Plumstead, E. P. 1952: Decription of two new genera and six new species of fructifications borne on *Glossopteris* leaves (with discussion). - Trans. geol. Soc. S. Afr. 55: 281–328. - 1956: On *Ottokaria*, the fructification of *Gangamopteris* (with discussion). - Trans. geol. Soc. S. Afr. 59: 211–236. - 1958: Further fructifications of the *Glossopterideae* and a provisional key based on them. - Trans. geol. Soc. S. Afr. 61: 51–76.

Reymanowna, M. 1973: The Jurassic flora from Grojec near Krakow in Poland. II

Caytoniales and anatomy of *Caytonia*. – Acta Palaeobot. 14: 45–87.

Rothwell, G. W. 1971: Ontogeny of the Palaeozoic ovule *Callospermarion pusillum*. – Amer. J. Bot. 58: 706–715. – 1972: Evidence of pollen tubes in Palaeozoic Pteridosperms. – Science 175: 772–774. – 1977: Evidence for a pollinator-drop mechanism in Palaeozoic Pteridosperms. – Science 198: 1251–1252.

Sahni, B. 1948: The *Pentoxyleae;* a new group of Jurassic Gymnosperms from the Rajmahal hills of India. – Bot. Gaz. 110: 47–80.

Schopf, J. M. 1976: Morphological interpretation of fertile structures in Glossopteroid Gymnosperms. – Rev. Palaeobot. Palyn. 21: 35–64.

Stewart, W. N., Delevoryas, T. 1956: The Medullosean Pteridosperms. – Bot. Rev.: 45–80.

Thomas, H. H. 1925: The *Caytoniales,* a new group of Angiospermous plants from Jurassic rocks of Yorkshire. – Phil. Trans. Roy. Soc. London 213B: 299–363. – 1931: The early evolution of Angiosperms. – Ann. of Bot. 45: 647–672. – 1933: On some Pteridosperms from the Mesozoic rocks of South Africa. – Philos. Trans. Roy. Soc. London 222B: 193–265. (betr. *Corystospermales*).

Townrow, J. A. 1960: The *Peltaspermaceae,* a Pteridosperm family of Permian and Triassic age. – Palaeontology 3: 333–361. – 1962: On *Pteruchus,* a microsporophyll of the *Corystospermaceae*. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 6: 289–320.

Walton, J. 1953: The evolution of the ovule in the Pteridosperms. – Adv. Sci. 10 (38: 223–230.

Klasse **Bennettitatae**

Vertreter dieser Klasse sind im Mesozoikum und besonders zahlreich in den Schichten des Jura gefunden worden. Wie schon bei den späteren Samenfarnen und in allen nachfolgend besprochenen Gruppen sind die oberirdischen Teile deutlich in Sproßachsen und Blätter gegliedert. Zum Teil handelt es sich um palmenähnliche Gewächse mit wenig verzweigtem und eventuell kurzem und gedrungenem, am Ende schopfartig beblättertem, bis zu 80 cm dickem Stamm; vielfach sind die Achsenorgane aber auch schlank und manchmal ausgesprochen dichasial verzweigt (Abb. **122**a, b). Das Leitgewebe der Sproßachse ist in einem Ring angeordnet, doch findet selbst in dickeren Stämmen nur geringfügiges sekundäres Dickenwachstum statt, so daß der wenig entwickelte Holzkörper ein ausgedehntes Mark umschließt. Typisch sind bis zu einem Meter lange, aus zahlreichen Fiedern zusammengesetzte Laubblätter.

Ein besonderes Charakteristikum der Bennettitaten sind die zu blattachselständigen oder terminalen blütenartigen Aggregaten zusammengefaßten Reproduktionsorgane, die oftmals von einem Kranz steriler, perianthartiger Blätter umgeben sind (Abb. **122**c, e). Wenigstens zum Teil sind die Blüten zwitterig; möglicherweise gilt das aber allgemein, da wahrscheinlich in den vermeintlich eingeschlechtigen weiblichen Organkomplexen die ursprünglich vorhanden gewesenen Mikrosporophylle bereits zerfallen waren und rein männliche bisher nicht gefunden wurden.

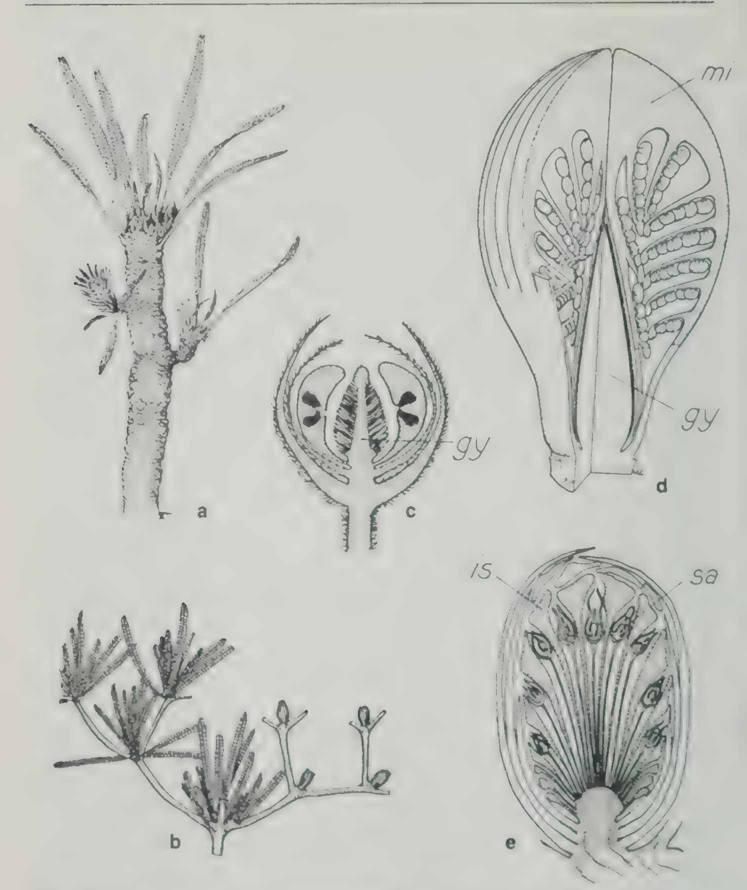


Abb. 122 *Bennettitatae.* **a)** *Williamsonia sewardiana.* Habitus. 1: 40. **b)** *Wielandiella angustifolia.* Zweigstück mit Blütenknospen. 1 : 5. **c)** *Williamsoniella coronata.* Längs halbierte Zwitterblüte. 1,2 : 1. **d)** *Cycadeoidea* spec. Längs halbierte Zwitterblüte. 1,2 : 1. **e)** *Cycadeoidea gibsonianus.* Blüte im Längsschnitt, männliche Organe wahrscheinlich bereits zerfallen. – gy = Blütenachse mit weiblichen Organen, is = Interseminalschuppen, mi = Mikrosporophyll, sa = Samenanlagen. (a nach Sahni, b nach Nathorst, c nach Harris, d nach Crepet, e nach Scott).

Über den Bau der männlichen Organe herrscht noch einige Unklarheit. Eine in vielen Büchern abgebildete Rekonstruktion von *Cycadeoidea* zeigt große, farnwedelartige Gebilde; es lag hier die Annahme zugrunde, daß die im fossilen Material angetroffenen nach innen

eingekrümmten Strukturen sich in der weiteren Entwicklung ähnlich den Wedeln der echten Farne entrollt hätten. Nach heutiger Kenntnis scheinen zwar fiederartige, Mikrosporangien tragende Bildungen vorhanden zu sein, doch muß aus dem eigenartigen Bau der Mittelrippe geschlossen werden, daß eine Entfaltung nicht möglich war, so daß die männlichen Organe auch während der „Blütezeit" die weiblichen umhüllt haben (Abb. **122**d).

Eigentliche Megasporophylle sind nicht vorhanden. Die oft langgestielten, mit einem relativ dünnen Integument versehenen Samenanlagen entspringen direkt der zapfenförmig verlängerten Blütenachse (Abb. **122**c–e). Sie sind von Interseminalschuppen umgeben, die wahrscheinlich sterile, den Samenanlagen homologe Organe darstellen. Anscheinend verwuchsen sie zu einer zusammenhängenden, die Samenanlagen bedeckenden Schicht, aus der nur die verlängerten Integumente herausragten.

Die Zwitterblüten und die zum Teil relativ geringen Pollenmengen (Abb. **122**c) haben die Vermutung aufkommen lassen, daß die Bestäubung durch Insekten erfolgt sein könnte. Zumindest für *Cycadeoidea* wird aber wohl in erster Linie Selbstbestäubung angenommen werden müssen. Ebenso hat der Blütenbau zu Spekulationen über mögliche direkte phylogenetische Beziehungen zwischen den Bennettitaten und den Angiospermen herausgefordert. Der stark abweichende Bau der Staubblätter und das Fehlen von Organen, die mit den Karpellen verglichen werden könnten, machen solche Zusammenhänge jedoch sehr unwahrscheinlich.

Literatur

Arber, E. A. N., Parkin, J. 1907: On the origin of Angiosperms. – J. Linn. Soc. 38: 29–80.

Crepet, W. L. 1972: Investigations of North American Cycadeoids: Pollination mechanisms in *Cycadeoidea*. – Amer. J. Bot. 50: 1048–1056. – 1974: The reproductive biology of *Cycadeoidea*. – Palaeontogr. 148B: 144–169.

Delevoryas, T. 1963: Investigations of North American Cycadeoids: Cones of *Cycadeoidea*. – Amer. J. Bot. 50: 45–52. – 1968: Structure, ontogeny and phylogenetic considerations of cones of *Cycadeoidea*. – Palaeontogr. 121B: 122–133.

Sharma, B. D. 1974: Ovule Ontogeny in *Wiiliamsonia*. – Palaeontogr. 148B: 137–143.

Klasse **Cycadatae, Palmfarne**

Die Palmfarne waren im Mesozoikum artenreich entwickelt und weltweit verbreitet; nach neueren Befunden sind sie aber bereits im unteren Perm oder sogar im oberen Karbon vorhanden gewesen. Heute kennen wir noch etwa 65 lebende Arten, die neun verschiedenen Gattungen angehören und größtenteils eng begrenzte Gebiete in

Mittelamerika, Südafrika, Ostasien und Australien bewohnen. Es handelt sich offenbar um die letzten Überreste dieser Gruppe, was auch darin zum Ausdruck kommt, daß sie sich in mehreren hundert Millionen Jahren kaum verändert haben, so daß selbst die Fossilien aus dem Paläozoikum den heutigen Gattungen sehr ähnlich sind.

Der Name der Palmfarne bezieht sich auf die vorherrschende Wuchsform zumindest unter den lebenden Arten, die mancherlei Ähnlichkeit mit den Bennettitaten aufweist. Sie entwickeln meist einen dicken, zylindrischen, unverzweigten Stamm, der am Ende eine Anzahl von gedrängt stehenden Blättern trägt (Abb. **123**a, b). Unter den fossilen Formen scheinen dagegen schlanke Sproßachsen ziemlich verbreitet gewesen zu sein. Im Stamm wird ein mächtiges Mark, aber nur wenig sekundäres Holz gebildet, da die weichen, korkartig beschaffenen Stämme ihren endgültigen Durchmesser bereits im Vegetationskegel durch kräftiges primäres Dickenwachstum erreichen. Die großen, meist einfach gefiederten und ausdauernden, lederig-derben Laubblätter werden in gewissen zeitlichen Abständen schubweise hervorgebracht, wobei die Blattspitzen und die einzelnen Fiedern anfangs mehr oder weniger stark farnwedelartig eingerollt sein können. Im Wechsel mit den Laubblättern entsteht eine Anzahl von Niederblättern, deren schuppenförmige, breit-dreieckige und zugespitzte Gestalt wohl so interpretiert werden kann, daß der Hauptteil aus dem entwickelten Unterblatt besteht, während das Oberblatt rudimentär bleibt.

Die Blüten unterscheiden sich beträchtlich von denen der Bennettitaten. Es sind allgemein zweihäusige, zapfenförmige Bildungen, die in beiden Geschlechtern aus sporophyllartigen, einer gemeinsamen Blütenachse ansitzenden Organen bestehen. Sie entwickeln sich am Ende der Sproßachse, die damit in den meisten Fällen ihr Wachstum abschließt (Abb. **123**c). Eine Seitenachse setzt darauf das Wachstum fort und wird bald sehr viel kräftiger als die Blüte, so daß diese in eine seitliche Lage gedrängt wird. Im Blühalter befindliche Cycadeen-Stämme sind demnach nicht einheitlich, sondern stellen Sympodien dar. Eine bemerkenswerte Ausnahme machen die weiblichen *Cycas*-Pflanzen (Abb. **123**a, b), bei denen der Sproßvegetationspunkt nach der Ausgliederung einer Anzahl von Karpellen fortwächst und erneut Laubblätter hervorbringt; dies wiederholt sich periodisch, so daß die Stämme hier monopodial aufgebaut sind.

Die Karpelle der Gattung *Cycas* sind zum Teil deutlich blattartig gestaltet und gliedern sich bei *C. revoluta* in einen apikalen gefiederten und einen basalen mehr stielartigen Teil mit mehreren seitlich ansitzenden Samenanlagen (Abb. **123**e). In den übrigen Gattungen treten dagegen stärker reduzierte Karpelle mit nur zwei zur Blattbasis gerichteten Samenanlagen auf (Abb. **123**f, g). Die Staubblätter sind in allen Fällen einfach, mehr oder weniger flächig entwickelt und an ihrer

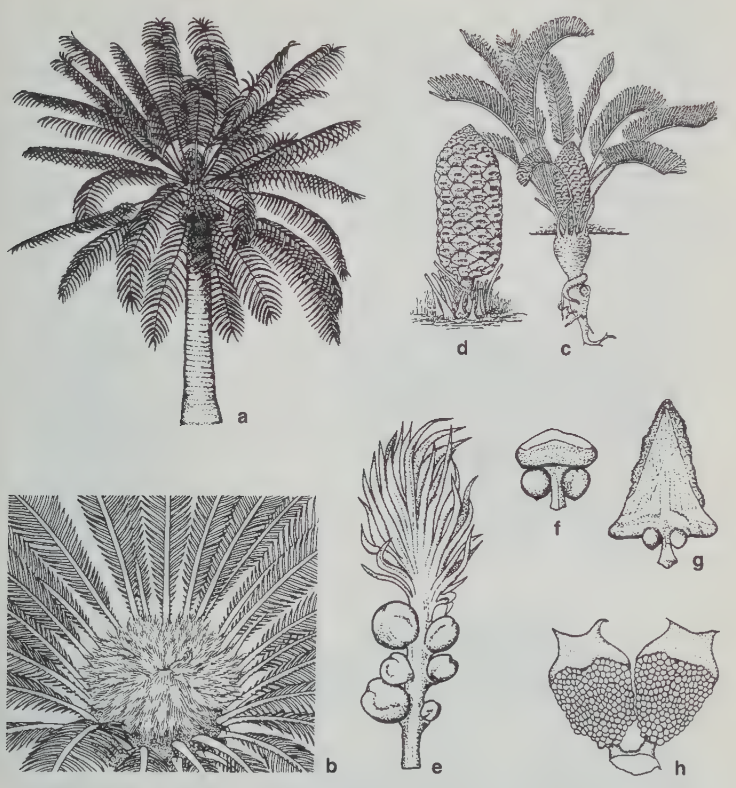


Abb. 123 *Cycadatae.* **a)** *Cycas rumphii.* **b)** *Cycas revoluta.* Stammende mit Blattschopf und Megasporophyllen. **c, d)** *Zamia floridana.* **e–g)** Megasporophylle. e. *Cycas revoluta.* f. *Zamia skinneri.* g. *Dioon edule.* **h)** *Ceratozamia mexicana.* Mikrosporophylle mit Pollensäkken, von der Unterseite gesehen. (a nach Delevoryas, b, c nach Wieland, e–g nach Firbas, h nach Chamberlain).

Unterseite dicht mit einer oftmals ziemlich großen Zahl von Pollensäkken bedeckt (Abb. **123**h). Diese öffnen sich mit Hilfe eines Exotheciums (Abb. **124**a) durch apikale Risse.

Pollenkörner, die in die Pollenkammer der Samenanlage gelangt sind, bilden einen Pollenschlauch aus, mit dem sie sich im Gewebe des Nucellus verankern (Abb. **124**b, c). Danach löst das entgegengesetzte Ende, das eine Prothalliumzelle, eine Stielzelle und eine spermatogene Zelle enthält, das Nucellusgewebe allmählich auf und dringt bis in die Archegonienkammer, eine Vertiefung im Prothallium, vor. Schließlich

teilt sich die spermatogene Zelle in zwei gedrungene, kegelförmige Spermatozoiden, die sich mit Hilfe eines spiralig gewundenen Wimperkranzes am spitzen Ende frei bewegen können (Abb. **124**c–e). Sie weisen damit eine gewisse Übereinstimmung mit den Spermatozoiden der echten Farne auf, die zwar lange, aber in ähnlicher Weise am Vorderende einer schraubig gewundenen Zelle angeordnete Geißeln besitzen. Bei den Cycadeen werden die Spermatozoiden zuletzt in die Archegonienkammer entlassen, in der sich etwas Flüssigkeit angesammelt hat, und finden durch aktive Bewegungen den Weg in eines der Archegonien und zur Eizelle.

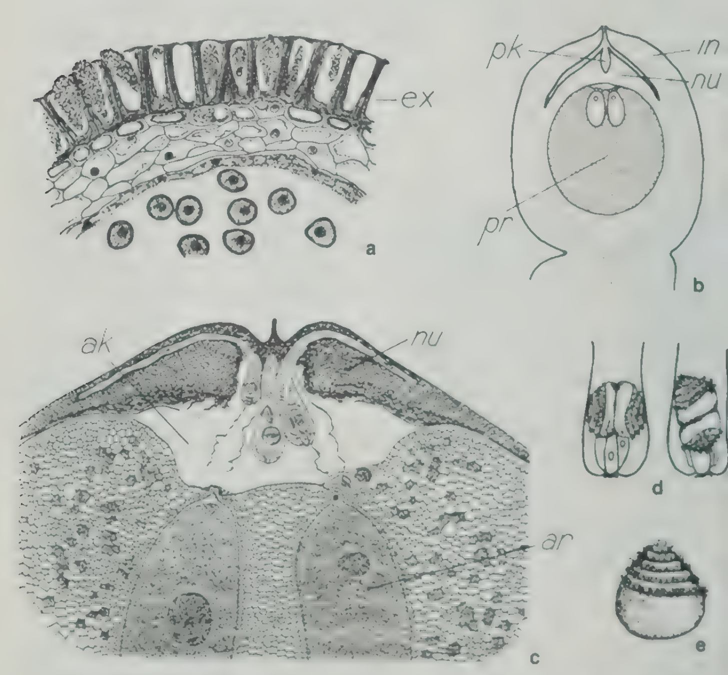


Abb. 124 *Cycadatae.* **a)** *Stangeria paradoxa.* Querschnitt durch die Wand eines Pollensackes. ex = Exothecium. **b)** *Ceratozamia mexicana.* Längsschnitt durch die Samenanlage. 25 : 1. **c)** *Dioon edule.* Längsschnitt durch den Scheitel des Nucellus und den oberen Teil des Prothalliums, zwei Archegonien mit Eizelle, Halszellen (rechts Bauchkanalzelle erkennbar), Pollenschläuche (z. T. entleert) im Nucellusgewebe verankert. **d, e)** *Zamia floridana.* d. Pollenschlauchenden mit Prothallium-, Stielzellen und Spermazoiden 35 : 1. e Spermatozoid 50 : 1. – ak = Archegonienkammer, ar = Archegonien, in = Integument, nu = Nucellus, pk = Pollenkammer, pr = Prothallium. (a, c nach Chamberlain, b nach Firbas, d, e nach Weber)

Nach der Befruchtung entwickeln sich die Samenanlagen zu ziemlich großen Samen, die sich durch eine fleischige, oft farbige Hülle und einen darunterliegenden harten Kern auszeichnen. Der größte Raum wird jedoch vom Endosperm und dem darin eingebetteten Embryo eingenommen. Da mehrere Archegonien vorhanden sind, kann auch mehr als eine Eizelle befruchtet werden; in der Regel enthält der reife Same aber nur einen Keimling, da die übrigen Embryonen zugrundegehen. Eine Ruheperiode in der Entwicklung des Samens tritt nicht ein, und der Keimling kann bald nach dem Abwurf des Samens hervortreten.

Die Laubblätter von *Cycas revoluta* dienen als „Palmwedel". Eine Reihe von Arten aus den Gattungen *Cycas, Encephalartos* und *Zamia* liefern Sago, ein stärkehaltiges Mark. In Mexico wird das nährstoffreiche Endosperm der Samen von *Dioon edule* gegessen.

Literatur

Chamberlain, C. J. 1919: The living Cycads. – Chicago.

Delevoryas, T., Hope, R. C. 1971: A new Triassic Cycad and its phyletic implications – Postilla 150: 1–21. – 1976: More evidence for a slender growth habit in Mesozoic Cycadophytes. – Rev. Palaeobot. Palynol. 21: 93–100.

Greguss, P. 1968: Xylotomy of the living Cycads. – Budapest.

Harris, T. M. 1961: The fossil Cycads. – Palaeontology 4: 313–323.

Mamay, S. H. 1976: Palaeozoic origin of the Cycads. – U. S. Geol. Surv. Profess. Papers 934: 1–76.

Klasse **Ginkgoatae**

Wie die Palmfarne hatten auch die Ginkgos und ihre Verwandten den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Mesozoikum, wo sie auf der Erde weit verbreitet waren; erste Vertreter sind aber bereits aus dem unteren Perm bekannt. Erhalten geblieben sind vor allem zahlreiche Blätter von riemen- bis fächerförmiger Gestalt, die oft tief oder fast bis zum Grunde geteilt sind und eine mehr oder weniger dichte dichotome Nervatur aufweisen. Bis heute überlebt hat eine einzige Art, *Ginkgo biloba,* die wildwachsend an zwei Orten im östlichen und mittleren China aufgefunden wurde.

Die Wuchsform des Ginkgo hat große Ähnlichkeit mit der dikotyler Laubbäume. Von dem sich nach oben verjüngenden Stamm gehen zahlreiche Äste aus, die sich weiter verzweigen, und ein anhaltend tätiges Kambium bringt einen pycnoxylen Holzkörper hervor, d. h., das sekundäre Holz ist hart, von schmalen Markstrahlen durchsetzt und bildet den Hauptteil der älteren Äste und Stämme. Die etwa fächerförmigen Laubblätter unterscheiden sich jedoch durch ihre Nervatur von denen der Dikotylen (Abb. **125**c). Die Blattstiele enthalten zwei Leitbündel, die getrennt als Spurstränge in die Sproßachse eintre-

ten. Charakteristisch sind große Schleimzellen, die besonders an jungen Blättern als dunkle Flecke auffällig hervortreten. Die Blätter an den einjährigen Langtrieben zeichnen sich durch einen tieferen mittleren Einschnitt aus, der die Spreiten in zwei Hälften teilt. Im Herbst werden die Laubblätter abgeworfen, und in ihren Achseln entwickeln sich seitliche Kurztriebe, deren Internodien gestaucht bleiben und die in den folgenden Jahren Büschel von wenig oder gar nicht geteilten Blättern hervorbringen (Abb. **125**a, b). Ein Teil der Kurztriebe wächst aber früher oder später wieder zu Langtrieben mit geteilten Blättern aus.

Die zweihäusigen Blüten entstehen in den Blattachseln der Kurztriebe. Die männlichen Blüten machen den Eindruck von abwärts geneigten oder hängenden „Kätzchen", da an einer verlängerten Achse eine größere Zahl von Staubblättern sitzt. Diese sind in einen kurzen, staubfadenartigen Stiel und zwei etwas spreizende Pollensäcke gegliedert (Abb. **125**a, d). Die Öffnung erfolgt ausnahmsweise, wie bei den Angiospermen, mit Hilfe eines subepidermalen Endotheciums. Die weiblichen Blüten bestehen gewöhnlich nur aus zwei am Ende eines Stiels befestigten Samenanlagen (Abb. **125**b, e). Ein deutlich als Karpell erkennbares Organ ist nicht vorhanden, doch werden die Verhältnisse manchmal so interpretiert, daß die Blüten-Achseltriebe auf den Blattstiel jeweils eines fertilen Blattes mit unentwickelter Spreite reduziert seien. Allerdings enthält der Stiel vier statt zwei Leitbündel, was vielleicht auch die Deutung als Blütenstiel mit zwei rudimentären Megasporophyllen zuläßt. Bei der Reife besitzen die kugeligen, etwa kirschgroßen Samen über der harten Innenschale ein gelbliches, relativ mächtiges fleischiges Gewebe (Abb. **125**f), das unangenehm ranzig riecht.

Im Bau und in der Entwicklung der Gametophyten, besonders auch in der Ausbildung frei beweglicher Spermatozoiden, besteht sehr weitgehende Übereinstimmung mit den Cycadeen. Das gilt auch für den Embryo, der sich ohne zwischengeschaltete Ruheperiode zur Keimpflanze entwickelt. Ungewöhnlich ist dagegen, daß kein Suspensor ausgebildet wird.

Der Ginkgo wird heute überall in den gemäßigten Breiten als Zierbaum angepflanzt. In Industriebezirken hat er sich dabei als sehr widerstandsfähig gegen die Luftverschmutzung erwiesen.

Literatur

Emberger, L. 1954: Sur les *Ginkgoales* et quelques rapprochements avec d'autres groups systématiques. – Sv. bot. Tidskr. 48: 361–367.

Favre-Duchartre, M. 1943: Sur le comportement des ovules de *Ginkgo biloba*. – Bull. Soc. bot. France 90: 111–116. – 1955: Contribution à l'étude de la réproduction chez le *Ginkgo biloba*. – Rev. Cyt. Biol. végét. 17: 1–28.

Florin, R. 1936: Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörte-

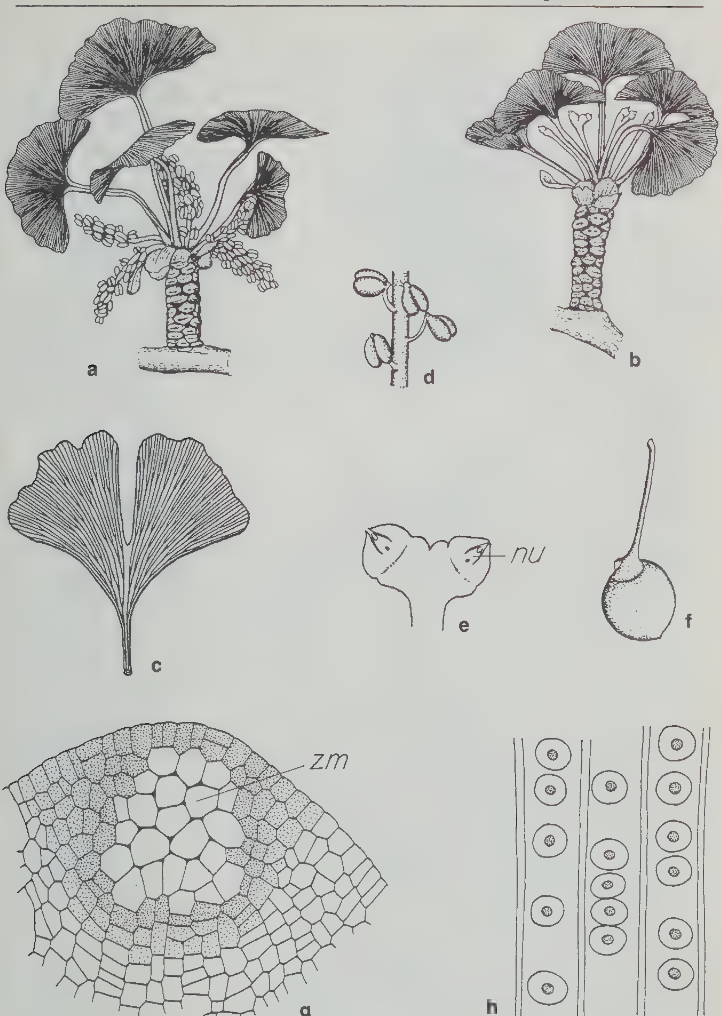


Abb. 125 *Ginkgo biloba.* **a, b)** Kurztriebe mit männlichen und weiblichen Blüten. **c)** Laubblatt eines Langtriebes. **d)** Teil einer männlichen Blüte. **e)** Weibliche Blüte mit zwei Samenanlagen im Längsschnitt. nu = Nucellus, noch unentwickelt, mit apikaler Pollenkammer und Megasporenmutterzelle. **f)** Reifer Samen. **g)** Längsschnitt durch den Vegetationspunkt eines Kurztriebes mit Zentralmutterzellen (zm). **h)** Tracheiden des sekundären Holzes im Längsschnitt. 450 : 1. (a, b nach Bold, c nach Chamberlain, e nach Sprecher, f nach Richard).

rungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. – Palaeontogr. B81: 71–173, B 82: 1–72.
Florin, R. 1949: The morphology of *Trichopitys heteromorpha*, a seed-plant of Palaeozoic age, and the evolution of the female Flowers in the *Ginkgoinae*. – Acta Horti Bergiani 15: 79–109.
Guedes, M. 1966: Remarques sur la morphologie de la feuille de *Ginkgo biloba*. – Beitr. Biol. Pfl. 42: 185–211.
Lee, C. L. 1955: Fertilization in *Ginkgo biloba*. – Bot. Gaz. 117: 79–100.

Klasse **Pinatae**

Wie bei den Ginkgoaten ist das sekundäre Holz pycnoxyl. Die Blüten stellen mit Sporophyllen und zum Teil auch mit sterilen Blättern besetzte Kurztriebe dar. Vielfach werden stark reduzierte und umgebildete weibliche Blüten-Kurztriebe zu zapfenartigen Blütenständen zusammengefaßt.

Unterklasse **Cordaitidae**

Es handelt sich um einen fossilen Verwandtschaftskreis, der vor allem im Karbon reich entwickelt war und sich nach unserer Kenntnis nur bis zum Perm erhalten hat. Es sind schlanke Bäume mit ungeteilten, riemenförmigen oder grasartigen, bis etwa 1 m langen Blättern (Abb. **126**a, b). Bemerkenswert sind vor allem die reproduktiven Organe, die an besonderen infloreszenzartigen Seitentrieben ausgebildet wurden. Diese tragen eine Anzahl eingeschlechtiger Kurztriebe, die den Achseln kleiner Brakteen entspringen und mit einer Anzahl spiralig angeordneter, schuppenförmiger, steriler Blattorgane besetzt sind. Am Ende eines solchen Triebes oder auch zwischen den Schuppen sitzen die Fortpflanzungsorgane von teils mehr oder weniger flacher, teils aber auch stielartiger Gestalt (Abb. **126**c–e). Da sie die Blattspirale fortsetzen oder sich in diese wie auch in die Kontaktparastichen einfügen (Abb. **126**f), können sie als Staubblätter und Fruchtblätter, die ganzen Kurztriebe als Blüten bezeichnet werden. Die länglichen Pollensäcke stehen, zu mehreren gebüschelt, an der Spitze männlicher Organe, die Samenanlagen einzeln oder zu mehreren an entsprechender Stelle (Abb. **126**c–e).

In einigen Fällen enthalten die Samenanlagen ein gut erhaltenes Prothallium mit Archegonien. Häufig finden sich in der Mikropyle oder der Pollenkammer auch Pollenkörner, die fast ringsum von einem großen Luftsack umgeben sind. Abgelöste Samen, die wahrscheinlich zu den Cordaiten gehören, sind flach und geflügelt.

Unterklasse **Pinidae, Coniferen**

Von den Cordaiten unterscheiden sich die Coniferen vor allem durch die meist kleinen, schuppen- oder nadelförmigen Laubblätter, den



Abb. 126 *Cordaitidae.* **a)** *Dorycordaites* spec. Habitus. 1 : 200. **b)** *Cordaites laevis.* Sproßspitze mit Blütenständen von *Cordaitanthus.* **c)** *Cordaitanthus pseudofluitans.* Weiblicher Kurztrieb mit gestielten Samenanlagen. 2,7 : 1. **d, e)** Sporophylle von *Cordaitanthus williamsonii* (weiblich) und *C. penjoni* (männlich). 12 : 1. **f)** *Cordaitanthus zeilleri.* Weibliche Blüte im Querschnitt. Zwei Megasporophylle fügen sich in die genetische Spirale (ca. $^{5}/_{13}$-Divergenz) und die Kontaktparastichen ein (2 solche eingezeichnet). (a, b nach Grand d'Eury, c–f nach Florin).

Bau der Staubblätter sowie die ungleiche Gestaltung der männlichen und weiblichen Organkomplexe. Während die Mikrosporophylle zu einfachen einachsigen Blüten zusammentreten, werden die Samenanlagen an stark reduzierten blattachselständigen Kurztrieben ausgebildet, die meist zu zweiachsigen, kompakten Blütenständen, den charakteristischen Zapfen, zusammentreten.

Ordnung Voltziales (Coniferen des Paläozoikums und des frühen Mesozoikums)

Ehe die frühen Pteridospermen und die Cordaiten ausstarben, waren im oberen Karbon und im unteren Perm bereits Coniferen entwickelt, die der Familie der **Lebachiaceae** zugerechnet werden. Die Rekonstruktion der *Lebachia piniformis* zeigt einen *Araucaria*-artigen Habitus mit etagenförmig angeordneten Hauptästen, die sich in einer Ebene weiterverzweigen. Die Sproßachsen sind dicht mit spiralig stehenden schuppigen, eigentümlich zweispitzigen Blättern besetzt (Abb. **127**a). Männliche und weibliche Blütenzapfen finden sich an der gleichen Pflanze und sehen äußerlich ähnlich aus. Die gestielten, schildförmigen, direkt der Zapfenachse ansitzenden Staubblätter tragen an der Unterseite zwei Pollensäcke und stimmen bereits weitgehend mit den Stamina vieler lebender Coniferen überein (Abb. **127**d). Die weiblichen Kurztriebe entspringen den Achseln zweispitziger Zapfenschuppen, den Deckschuppen, und bringen eine Anzahl breitschuppiger Blätter und ein etwas abgeflachtes, mit einer Samenanlage versehenes Organ hervor (Abb. **127**b, c).

Unter den Coniferen des oberen Perms sind vor allem die **Voltziaceae** von besonderem Interesse. Die weiblichen Zapfen von *Pseudovoltzia* gleichen sehr weitgehend denen der heutigen Coniferen (Abb. **127**e). Die fertilen Achseltriebe, die ein Stück weit mit ihren Deckschuppen verwachsen sind, tragen deutlich blattartige Organe, die teils steril, teils mit einer auf der Blattfläche inserierten, nach rückwärts gewendeten Samenanlage besetzt sind (Abb. **127**f, g). Bei einigen Gattungen des frühen Mesozoikums wie *Aethophyllum* und *Swedenborgia* tritt darüber hinaus eine teilweise Verwachsung der Blattorgane am fertilen Kurztrieb untereinander ein, womit der Übergang zu den vereinfachten Blüten-Kurztrieben der modernen Coniferen eingeleitet wird.

Ordnung Pinales (Meoszoische und rezente Coniferen)

Im Gegensatz zu den meisten übrigen Gymnospermen-Gruppen finden sich unter den Pinales verschiedenen Familie und Gattungen, die noch heute in voller Entwicklung begriffen zu sein scheinen, obschon die ersten Vertreter dieser Ordnung bereits in den Triasschichten nachgewiesen werden können. Gegenwärtig bilden über 500 baum- und strauchförmige Arten einen sehr wesentlichen Bestandteil der

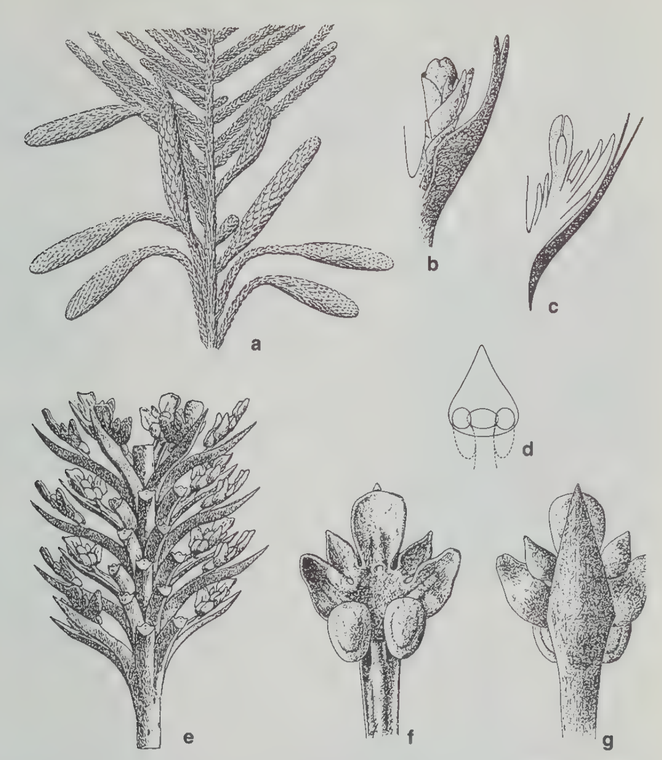


Abb. 127 *Voltziales.* **a–c)** *Lebachia piniformis.* a. Zweigstück mit männlichen und weiblichen Zapfen. b, c. Deckschuppe mit achselständigem weiblichem Kurztrieb, dieser mit einer lateralen Samenanlage. **d)** *Lebachia hypnoides.* Staubblatt. **e–g)** *Pseudovoltzia liebeana.* e. Teil eines weiblichen Zapfens. f, g. Deckschuppe mit Samenschuppenkomplex (weiblichem Kurztrieb), Vorder- und Rückseite. (a–d nach Florin, e–g nach Schweitzer).

Vegetation. Als „immergrüne Gewächse“ mit meist reduzierten, xeromorphen Blattorganen, welche die trockenen oder kalten Jahreszeiten überdauern, sind die Coniferen in der Lage, günstige Witterungsphasen vor und nach der eigentlichen Vegetationszeit für die Photosynthese zu nutzen. Vor allem in den kühlen Klimagürten und semiariden Gebieten mit relativ kurzer Vegetationsperiode sind daher vielfach große Flächen mit reinen „Nadelwäldern“ bedeckt.

Kennzeichnend für die vegetativen Organe sind die bei vielen Pinales auftretenden Harzdrüsen und Harzkanäle in den Blättern, der primären Rinde und teilweise auch im sekundären Holz. Im reproduktiven

Bereich bestehen Unterschiede gegenüber den Voltziales vor allem darin, daß die Samenanlagen meist zu mehreren, seltener einzeln, auf ungegliederten Samenschuppen in den Achseln der Deckschuppen sitzen (Abb. **129**e–h). Über die morphologische Natur der Samenschuppe sind in der Vergangenheit anhaltende Diskussionen geführt worden, da sich anhand der lebenden Arten nicht eindeutig klären ließ, ob es sich um reduzierte Seitentriebe oder um einen zur Deckschuppe gehörigen Organteil handelt. Im zweiten Fall hätte man den weiblichen Zapfen, gleich dem männlichen, als eine einfache Blüte ansehen können. Nachdem es gelungen war, den Bau der weiblichen Zapfen bei den Voltziales aufzuklären, kann jedoch die Homologie der heutigen Samenschuppen mit fertilen Kurztrieben als erwiesen gelten. Die weiblichen Zapfen haben daher als zusammengesetzte Strukturen, als Blütenstände, zu gelten, die sich von den männlichen Blütenzapfen unterscheiden.

Die naheliegende Vermutung, es könnten auch die männlichen Zapfen aus einem zweiachsigen System hervorgegangen sein, läßt sich nicht überzeugend begründen. Es müßten dann die Deckschuppen mit den zugehörigen Seitentrieben bereits bei den ältesten Piniden so vollständig miteinander verschmolzen gewesen sein, daß keine Spur der beiden Komponenten mehr nachweisbar wäre. Die neuerlich ins Feld geführten triassischen männlichen Zapfen von *Voltziostrobus* und *Sertostrobus* weichen so stark von allen übrigen lebenden und fossilen Pinaten ab – schildförmige Zapfenschuppen tragen an der Oberseite des stielartigen Abschnittes Mikrosporangiengruppen an langen, dünnen, z. T. verzweigten Stielen – daß bezweifelt werden muß, ob daraus auf eine gemeinsame Stammform der Coniferen geschlossen werden kann.

Im Gegensatz zu den Cycadeen und *Ginkgo* wächst der Pollenschlauch an der den Prothalliumzellen gegenüberliegenden Seite aus, und es wandern der Pollenschlauchkern, der Kern der Stielzelle und zwei aus der spermatogenen Zelle entstandene Spermakerne in den Schlauch ein (Abb. **130**a–d). Frei bewegliche Spermatozoiden werden nicht gebildet, es müssen daher die Spermakerne durch den Pollenschlauch bis in die Archegonien und zur Eizelle transportiert werden. Nach der Befruchtung bilden sich vielfach aus jeder Zygote mehrere, oftmals vier Embryonen, die durch sehr stark gestreckte Suspensorzellen in das primäre Endosperm geschoben werden (Abb. **130**e). Normalerweise entwickelt sich jedoch nur ein Keimling in jeder Samenanlage, der sich durch eine größere Zahl von quirlig stehenden Keimblättern auszeichnet.

Die heute lebenden Coniferen werden hier in sieben Familien gegliedert, die größtenteils gut gegeneinander abgegrenzt werden können. Vier davon sind ausschließlich oder ganz überwiegend in der Nordhemisphäre, zwei fast nur in der Südhemisphäre verbreitet.

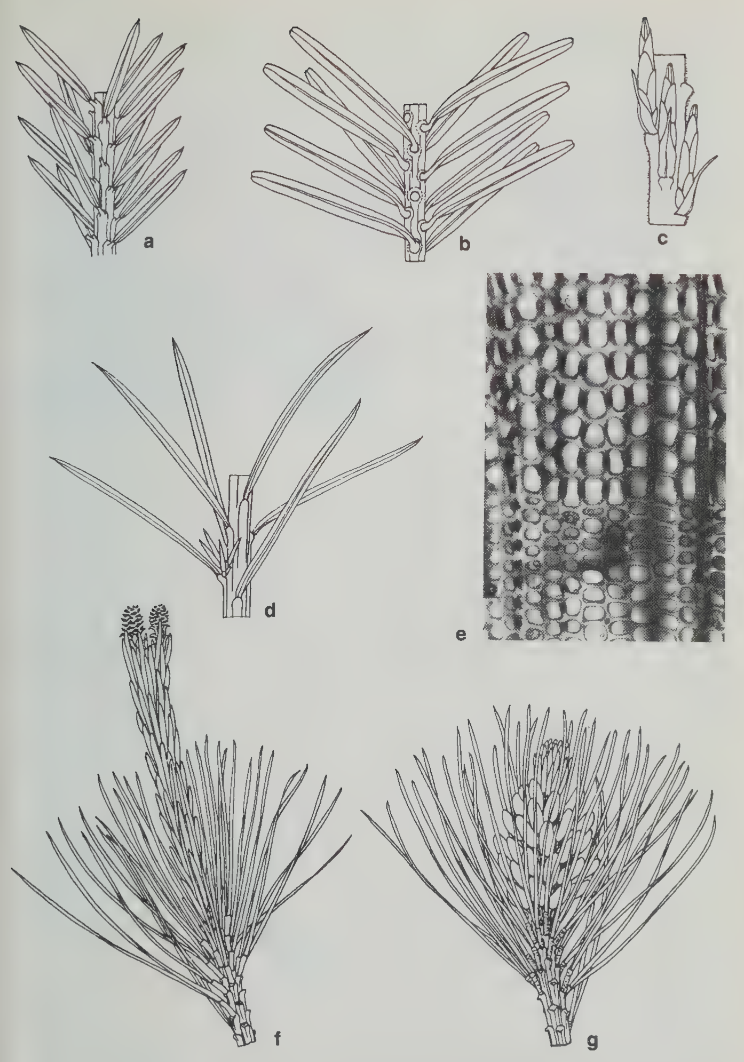


Abb. 128 *Pinaceae.* **a–d)** Zweigstücke mit Nadeln. a. *Picea* spec. b. *Abies* spec. c. *Pinus pinea.* Junger Langtrieb, blattachselständige Kurztriebe mit schuppigen Vorblättern und hervortretenden Nadeln. d. *Cedrus atlantica.* Zweijähriger Langtrieb mit jungem achselständigem Kurztrieb. **e)** *Pinus nigra.* Querschnitt durch das sekundäre Holz. In den Radialwänden die quergeschnittenen Hoftüfel erkennbar. 150 : 1. **f, g)** *Pinus silvestris.* Zweigstücke mit zweijährigen Nadeln und weiblichen bzw. männlichen Zapfen an den jungen Trieben.

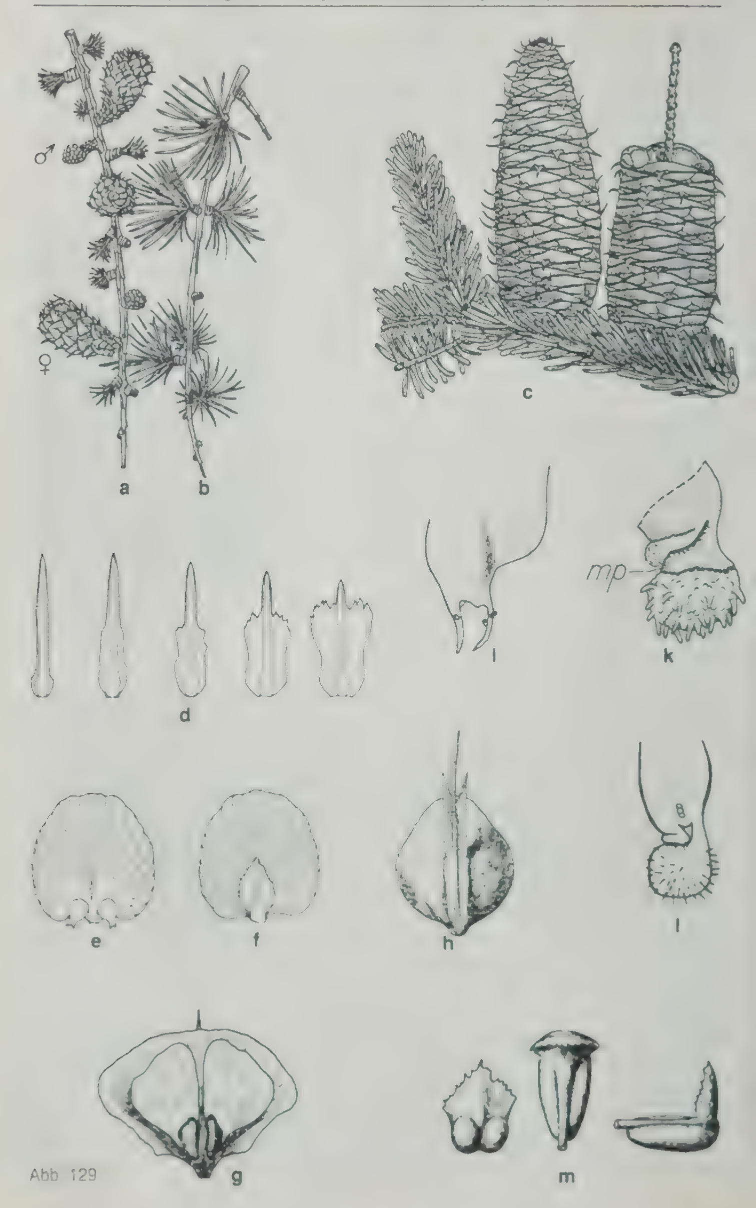


Abb. 129

Zur Familie der **Pinaceae** oder Kieferngewächse gehören etwa 200 allermeist baumförmige, überwiegend auf der nördlichen Halbkugel verbreitete Arten, darunter die Tannen *(Abies)*, Fichten *(Picea)*, Lärchen *(Larix)* und Kiefern *(Pinus)* der europäischen Wälder. Es sind die typischen Nadelgehölze mit langen, sehr schmalen, oftmals harten und mit einer stechenden Spitze versehenen Blättern. Die Harzbehälter sind meist wohlentwickelt und bilden ein System von anastomosierenden Kanälen, die auch das Holz der Sproßachsen und Wurzeln durchsetzen.

Trotz der großenteils sehr gleichartigen Erscheinungsform der Nadelbäume sind doch schon im vegetativen Bereich eine ganze Reihe von Merkmalen vorhanden, nach denen sich Gattungen und Arten unterscheiden lassen. Eine wichtige Rolle für die Erkennung spielen u. a. Querschnittform, Spitze der Nadeln, Anordnung der Spaltöffnungen, Gestaltung der Blattbasis (Abb. **128**a–d, f, g) sowie auch verschiedene anatomische Besonderheiten. Für einige Gattungen ist überdies die Bildung von Kurztrieben kennzeichnend. Bei der Lärche, die zu den wenigen sommergrünen Vertretern gehört, und der Zeder *(Cedrus)* entwickeln sich die Kurztriebe im zweiten Jahr in den Blattachseln der vorjährigen Langtriebe und bringen danach jährlich am Beginn der Vegetationsperiode dicht gebüschelte oder fast quirlig stehende Nadeln hervor (Abb. **128**d, **129**a, b). Dagegen besitzen die Kiefern an den Langtrieben nur schuppenförmige, häutige Blattorgane, während die Kurztriebe schon im ersten Jahr ausgebildet werden (Abb. **128**c, f, g). Sie gliedern nur einmal 2, 3 oder 5 Nadeln aus, die nach einigen Jahren mitsamt dem kurzen Achsenteil abgeworfen werden.

Die häufig im apikalen Teil etwas blättchenartigen Staubblätter besitzen an ihrer Unterseite durchweg zwei Pollensäcke (Abb. **129**m). Bei vielen Arten zeichnen sich die Pollenkörner durch zwei Luftsäcke beiderseits der Keimpore aus, die dadurch entstehen, daß sich die äußerste Schicht der Exine von den inneren Schichten ablöst (Abb. **130**a, b). Die Luftsäcke erleichtern zweifellos den Transport durch den

---

Abb. 129 *Pinaceae.* **a, b)** *Larix decidua.* Zweige mit Kurztrieben. a. Zweig im Frühjahr mit jungen Nadeln und männlichen und weiblichen Zapfen an den Kurztrieben. b. Entwickelte Nadeln gebüschelt an den Kurztrieben. **c)** *Abies nordmanniana.* Zweigstück mit reifen weiblichen Zapfen. **d)** *Larix decidua.* Übergang der Nadeln in die Deckschuppen des weiblichen Zapfens. **e, f)** *Picea* spec. Deck- und Samenschuppe mit Samenanlagen zur Blütezeit, Vorder- und Rückseite. **g)** *Abies alba.* Reife Samenschuppe mit geflügelten Samen. **h)** *Pseudotsuga douglasii.* Deckschuppe mit stipelartigen Fortsätzen und Samenschuppe. **i)** *Pinus spec.* Samenanlage mit Integumentfortsätzen. **k)** *Larix* spec. Mikropylargegend der Samenanlage, verdickter, mit Papillen besetzter Integumentfortsatz. mp = Mikropyle. **l)** *Pseudosuga* spec. Wie k, Längsschnitt. **m)** *Picea canadensis.* Staubblatt, Ansichten von vorn, oben und von der Seite. (a, b nach Willkomm, c nach Berg u. Schmidt, h nach Hirmer, i, k nach Doyle u. O'Leary, l nach Allen, m nach Dluhosch).

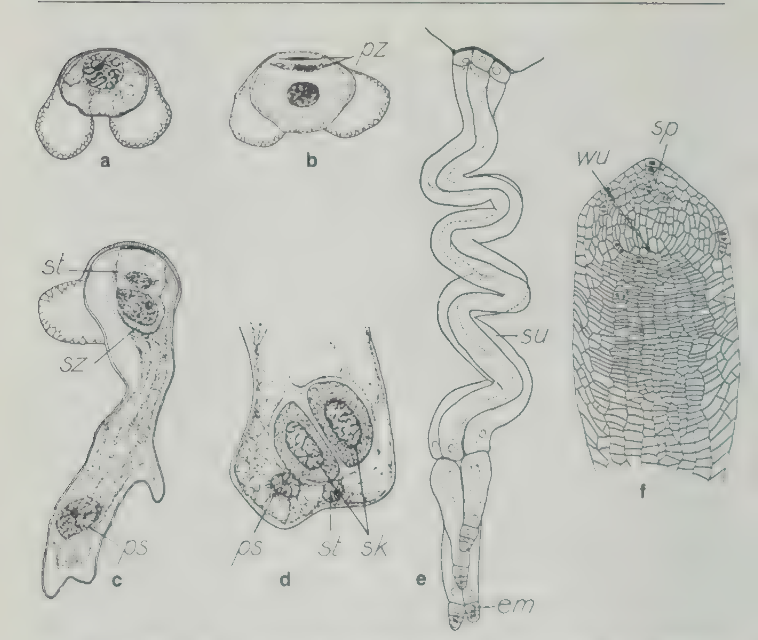


Abb. 130 *Pinales.* **a–d)** Pollenkorn mit Luftsäcken und Entwicklung des Pollenschlauches. a–c. *Pinus laricio.* 375 : 1. d. *Thuja occidentalis.* 350 : 1. **e)** *Pinus banksiana.* Vier aus einer Zygote hervorgegangene Embryonen mit langen Suspensoren. 60 : 1. **f)** *Pseudotsuga* spec. Embryo mit stark entwickelter Wurzelhaube. 80 : 1. – em = Embryo, ps = Pollenschlauchkern, pz = Prothalliumzellen, sk = Spermakerne, sp = Sproß-Vegetationspunkt, st = Stielzelle, su = Suspensor, sz = Spermatogene Zelle, wu = Wurzel-Vegetationspunkt. (a–d nach Chamberlain, e nach Lang, f nach Aellen).

Wind, sie scheinen aber auch eine wichtige Rolle bei der Bestäubung zu spielen, indem sie zur richtigen Orientierung der Pollenkörner auf dem Bestäubungstropfen beitragen. Bezeichnenderweise fehlen sie bei den Gattungen, die keinen Bestäubungstropfen produzieren (z. B. *Larix, Pseudotsuga).*

In den weiblichen Zapfen lassen die Deckschuppen zum Teil noch eine Gliederung in ein breites Unterblatt und ein reduziertes nadelförmiges Oberblatt erkennen (Abb. **129**d). Besitzt das Unterblatt zwei nebenblattartige Fortsätze, so erscheint die Deckschuppe an der Spitze dreizipfelig, wie bei der Tanne und der Douglasie *(Pseudotsuga;* Abb. **129**c, h). In anderen Fällen, so bei der Fichte, bleiben sie klein und einfach schuppenförmig (Abb. **129**f). Die Samenschuppen sind stets einfach und meist ziemlich breitschuppig und nehmen bis zur Reife der

Zapfen erheblich an Größe zu (Abb. **129**c, e–h). Die Kiefern zeichnen sich dadurch aus, daß die beiden Schuppen an der Basis kongenital verwachsen sind und daß dieser untere Teil später stark verlängert wird, so daß er im reifen Zapfen den Hauptteil ausmacht. Auf jeder Samenschuppe werden zwei fest mit ihr verbundene Samenanlagen ausgebildet, deren Mikropyle nach rückwärts zur Zapfenachse gerichtet ist (Abb. **129**e). Vielfach ist hier ein modifizierter Bestäubungsmechanismus zu beobachten, indem der Pollen zunächst mit verschiedenartig gestalteten Integumentfortsätzen aufgefangen wird, die manchmal ausgesprochen narbenartige Erscheinung annehmen können (Abb. **129**i–l). In solchen Fällen wird der Pollen erst später durch nachträglich ausgeschiedene Flüssigkeit hereingezogen. Die reifen Samen sind häufig mit einem häutigen Flügel ausgestattet, der aus oberflächlichen Zellschichten der Samenschuppe entsteht (Abb. **129**g).

Wie in den meisten nachfolgenden Familien wird das Holz fast aller Arten in irgendeiner Weise als Nutz- oder Brennholz verwendet, und viele unter ihnen werden als Zierbäume in Gärten und Anlagen gepflanzt. Eine wichtige Rolle spielen darüber hinaus Substanzen, aus denen Terpentinöl und als Rückstand Kolophonium und Pech gewonnen werden, so u. a. von *Abies balsamea* (Kanada-Balsam), der Weißtanne, *Abies alba* (Straßburger Terpentin), der Lärche, *Larix decidua* (Venetianisches Terpentin) und einer ganzen Reihe von *Pinus*-Arten. Die Zuckerkiefer, *Pinus lambertiana,* scheidet ein süßes, eßbares Harz ab. Aus den Nadeln, jungen Zweigen oder aus dem Holz werden verschiedene ätherische Öle destilliert, wie Fichten- und Tannennadelöl sowie Zedernöl *(Cedrus libani)*. Die Samen vieler *Pinus*-Arten sind eßbar, z. B. die Piniennüsse *(Pinus pinea),* Zirbelnüsse *(P. cembra* und die Samen nordamerikanischer Nußkiefern wie *P. edulis)*. Aus ökonomischen Gründen werden heute vielfach im natürlichen Laubwaldareal in einem ökologisch bedenklichen Ausmaß großflächige Monokulturen von Nadelbäumen, in Mitteleuropa vor allem von Rottannen *(Picea abies),* angelegt.

Die Familie der **Araucariaceae** besteht aus etwa 35 Arten der Südhalbkugel, vor allem aus Ostaustralien, Neuseeland und Neukaledonien, ferner auch aus Südamerika. Nur selten kommen nadelartige Blätter vor, meist handelt es sich entweder um breitere oder schmälere schuppige Organe oder aber um breitflächige, in einen kurzen Stiel verschmälerte Blätter mit zahlreichen feinen, gabelig verzweigten, angenähert parallel verlaufenden Nerven (Abb. **131**a, c, d). Anatomisch zeichnen sich die Araucariaceen durch relativ kleine Hoftüpfel aus, die an den Seitenwänden dichtgedrängt in mehreren alternierenden Reihen angeordnet sind und sich dabei gegenseitig etwas abplatten.

Die meist ziemlich großen Staubblätter tragen bis zu 15 langgestreckte Pollensäcke, die zum Teil in zwei Reihen übereinander liegen können (Abb. **131**b). Die Pollenkörner, die keine Luftsäcke besitzen, zeichnen sich durch eine größere Zahl von Prothalliumzellen aus. In den weiblichen Zapfen dominieren die breiten Deckschuppen, denen die schmalen Samenschuppen vollständig oder bis auf einen kleinen Endzipfel angewachsen sind; jeder dieser Schuppenkomplexe besitzt nur eine nach rückwärts gerichtete Samenanlage. Ein Bestäubungstropfen wird nicht abgeschieden, vielmehr landen die Pollenkörner irgendwo auf den Schuppen und bilden sehr lange Pollenschläuche aus, die auf die Mikropyle der Samenanlage zuwachsen. Der weibliche Gametophyt bildet nur jeweils ein Archegonium aus. Bei der Reife erreichen die großen, mehr oder weniger kugeligen weiblichen Zapfen bei einigen Arten Durchmesser bis zu 30 cm (Abb. **131**a).

Agathis australis und andere Arten der Gattung liefern große Mengen von Harz, das als Kopal bekannt ist. Eßbare Samen werden von einigen südamerikanischen Araucarien *(Araucaria brasiliensis, A. imbricata)* hervorgebracht. *Araucaria excelsa* von den Norfolk-Inseln ist die bekannte „Zimmertanne“.

Die **Cupressaceae** oder Zypressengewächse sind mit ca. 150 Arten in beiden Erdhälften verbreitet. Gattungen der Nordhalbkugel sind *Juniperus* (Wacholder), *Cupressus* (Zypressen), *Chamaecyparis* (Scheinzypressen) und *Thuja* (Lebensbäume), solche der südlichen Hemisphäre *Callitris, Libocedrus* (Schuppenzeder), *Widdringtonia* u. a. Von den übrigen Coniferen sind die Cupressaceen durch die dekussierten oder zu dreizähligen Quirlen vereinigten Blätter zu unterscheiden. Diese sind manchmal nadelförmig, meist aber als eng der Achse anliegende, mehr oder weniger zugespitzte Schuppen ausgebildet (Abb. **131**e, h).

Die meist ziemlich kleinen Zapfen setzen sich aus nur wenigen, ebenfalls dekussiert oder quirlig stehenden Einzelorganen zusammen (Abb. **131**h, i). Die Zahl der Pollensäcke an den Staubblättern (Abb. **131**f) und der Samenanlagen auf den Samenschuppen variiert; häufig sind es mehr als zwei, andererseits ist aber bei manchen *Juniperus*-Arten nur eine Samenanlage in jedem weiblichen Zapfen vorhanden.

Abb. 131 *Araucariaceae* (a–d) und *Cupressaceae* (e–k). **a)** *Araucaria imbricata.* Zweigstück mit reifem weiblichem Zapfen. **b)** *Araucaria angustifolia.* Staubblatt, Ansicht von unten, oben und von der Seite. **c)** *Agathis robusta.* Zweigspitze. **d)** *Agathis alba.* Blattbasis mit gabelig verzweigten Nerven. **e)** *Juniperus communis.* Zweigstück mit Blattquirlen und achselständigen Seitentrieben. **f)** *Juniperus chinensis.* Staubblatt, Ansicht von vorn, hinten und von der Seite. **g)** *Juniperus communis.* Reifer Beerenzapfen. **h, i)** *Chamaecyparis nootkatensis.* h. Zweigstück mit dekussierten Blättern und zwei männlichen Zapfen. i. Weiblicher Zapfen, Deck- und Samenschuppen vereinigt. **k)** *Chamaecyparis lawsoniana.* Zapfenschuppe mit Samenanlagen, Bestäubungstropfen an den Mikropylen. (b nach Dluhosch, c nach Chamberlain, d nach Goebel, f nach Dluhosch)

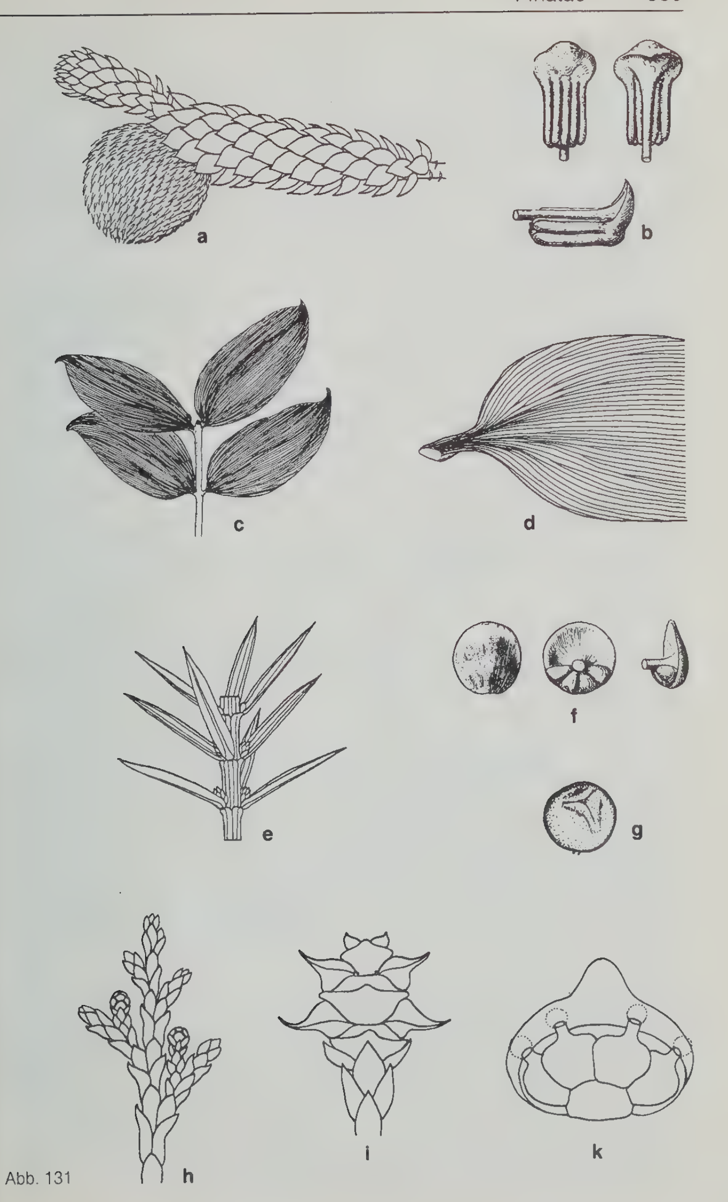


Abb. 131

Deck- und Samenschuppen der weiblichen Zapfen sind zu einem nahezu einheitlichen, schuppen- oder schildförmigen Organkomplex verwachsen. Nicht mit diesem vereinigt sind die stets aufgerichteten Samenanlagen, deren Mikropylen oftmals etwas zwischen den Schuppen hervortreten und den Bestäubungstropfen leicht erkennen lassen (Abb. **131**i, k). Der weibliche Zapfen von *Juniperus* besteht insgesamt nur aus zwei bis drei Schuppenkomplexen, die bei der Reife nicht verholzen, sondern etwas fleischig werden und dunkelbläulich oder gelbbräunlich gefärbt sind (Abb. **131**g).

Die Beerenzapfen des Gemeinen Wacholders, *Juniperus communis*, werden als Gewürz und zur Herstellung von Gin benutzt. Aus den Zweigspitzen des Sadebaums, *Juniperus sabina*, läßt sich ein Abortivum gewinnen. Der nordamerikanische *Juniperus virginiana* liefert ein für Bleistifte geeignetes Holz („Bleistiftzeder"). Häufig als Zierbäume, besonders auf Friedhöfen, werden die Lebensbaum-Arten *Thuja orientalis* und *T. occidentalis*, *Chamaecyparis*-Arten, im Mittelmeergebiet auch die Echte Zypresse, *Cupressus sempervirens* und ihre schlanke, pyramidenförmige Varietät angepflanzt. Das „Zedernholz" des Altertums stammte wahrscheinlich hauptsächlich von der Sandarak-Zypresse, *Tetraclinis quadrivalvis*, sowie von den baumförmigen mediterranen *Juniperus*-Arten *J. excelsa* und *J. phoenicea*.

Die Familie der **Taxodiaceae** oder Sumpfzypressen-Gewächse wird von 8 artenarmen, größtenteils sogar monotypischen Gattungen mit mehr oder weniger ausgeprägtem Reliktcharakter vor allem in Nord- und Mittelamerika und in Ostasien gebildet. Im Tertiär waren sie dagegen weitverbreitet und hatten wesentlichen Anteil an der Braunkohlebildung.

Nach ihrem Merkmalsbestand nehmen die Taxodiaceen eine Stellung zwischen den bisher besprochenen Familien ein; neuerdings wird dafür plädiert, sie mit den Cupressaceen zu vereinigen. Die meistens spiralig stehenden Blätter sind teils schuppen- oder nadelförmig, teils auch etwas flächig ausgebildet und täuschen dann durch ihre spreizende, gescheitelte Stellung Fiederblätter vor. Dieser Eindruck wird bei *Taxodium* und *Metasequoia* noch dadurch verstärkt, daß die Blätter im Herbst zum Teil zusammen mit den zugehörigen Stengelteilen abgeworfen werden.

Auch die Organe der männlichen und weiblichen Zapfen sind spiralig angeordnet. Die Zahl der Pollensäcke sowie der teils aufrechten, teils umgewendeten Samenanlagen schwankt zwischen 2 und 9 je Staubblatt bzw. Samenschuppe. Die Samenschuppen verwachsen zur Hälfte oder auch ganz mit den Deckschuppen; zum Teil entstehen so schildförmige Schuppenkomplexe *(Sequoia, Sequoiadendron, Metasequoia)*, die denen der Zypressen sehr ähnlich sind. Besonderes Interesse gilt den mehrzipfeligen Samenschuppen von *Cryptomeria* (Abb. **132**b), da

sie möglicherweise auf die Entstehung aus mehreren Blattorganen hinweisen.

Zu den Taxodiaceen gehören die nordamerikanischen Mammutbäume *Sequoiadendron giganteum* und *Sequoia sempervirens* sowie die Mexikanische Sumpfzypresse *Taxodium mexicanum,* die wegen ihres riesenhaften Wuchses und gewaltigen Stammumfanges berühmt geworden sind. *Metasequoia glyptostroboides* wurde um 1940 in Zentralchina lebend aufgefunden, nachdem die Gattung zuvor nur fossil aus dem Mesozoikum von Ostasien und Nordamerika bekannt gewesen war.

Die **Podocarpaceae** oder Stieleibengewächse sind mit etwas über 100 Arten, davon ca. 80 aus der Gattung *Podocarpus,* hauptsächlich in den Gebirgen der Sübhalbkugel verbreitet, doch kommen einige Vertreter auch im tropischen und subtropischen Bereich nördlich des Äquators vor. Die flachnadeligen, schuppigen oder manchmal auch etwas breitflächigeren Blätter stehen meist spiralig, aber oft gescheitelt an den Zweigen. Abweichend gestaltet ist die Gattung *Phyllocladus* mit reduzierten Blättern und blattartig abgeflachten Achseltrieben (Phyllokladien).

Die männlichen Zapfen ähneln insofern denen der Pinaceen, als konstant zwei Pollensäcke je Staubblatt ausgebildet und die Pollenkörner mit zwei oder drei Luftsäcken versehen sind. Bei *Podocarpus*-Arten der Untergattung *Stachycarpus* ist zum Teil eine größere Zahl männlicher Zapfen ährenförmig an spezialisierten Trieben angeordnet. Es ist auch hieraus geschlossen worden, daß die Ausgangsform für die Coniferen allgemein, entsprechend den weiblichen Zapfen, ein zweiachsiger männlicher Blütenstand gewesen sei (vgl. S. 332). Einleuchtender erscheint allerdings die umgekehrte Annahme, daß die *Stachycarpus*-Blütenstände aus gewöhnlichen männlichen Coniferenzapfen zusammengesetzt sind, zumal die normalen Pinales-Staubblätter keinerlei Hinweise dafür liefern, daß sie komplexe Gebilde sein oder einem fertilen Seitentrieb entsprechen könnten. Gegen eine solche Vermutung sprechen auch die besonders bei Pinaceen gelegentlich auftretenden bisporangiaten Zapfen, in denen die Staubblätter zur Zapfenspitze hin in Deckschuppen übergehen, in deren Achseln sich dann Samenschuppen entwickeln.

In den weiblichen Zapfen ist die Zahl der meist schwach entwickelten Deckschuppen gering und wird bei der großen Mehrzahl der Arten bis auf eine einzige reduziert. Die Samenschuppe umwächst die einzige Samenanlage und bildet das Epimatium (Abb. **132**c). Der unter den fertilen Schuppen befindliche Teil des Zapfens, das Receptaculum, wird bei der Reife vielfach zu einem fleischigen, auffällig gefärbten, beerenartigen Gebilde.

Die kleine Familie der **Cephalotaxaceae** oder Kopfeibengewächse umfaßt 6 ostasiatische strauchige oder baumförmige Arten von eiben-

ähnlicher Erscheinung. Übereinstimmung besteht mit den Taxaceen auch in den Spiralverdickungen an den Tracheidenwänden. Dagegen ähneln die kleinen weiblichen Blütenzapfen eher denen der Cupressaceen. Die Zapfenschuppen scheinen jedoch nur aus der Deckschuppe zu bestehen. In ihrer Achsel sitzen gewöhnlich zwei aufrechte Samenanlagen an dem rudimentären Kurztrieb. Gelegentlich auftretende dekussierte Schuppenpaare oberhalb der Samenanlagen und diesen zugeordnete Tragblatt-artige Schuppen könnten darauf hindeuten, daß die fertilen Kurztriebe einem ganzen Zapfen der meisten Coniferen entsprechen, der weibliche *Cephalotaxus*-Zapfen also dreiachsig wäre. Meist entwickelt sich in jedem Zapfen nur eine Samenanlage zu einem großen, dickfleischigen Samen, der weit aus den nach der Blütezeit nicht mehr vergrößerten Schuppenkomplexen herausragt.

Obwohl die etwa 15 Arten der überwiegend nordhemisphärischen **Taxaceae** oder Eibengewächse den typischen Nadelbäumen sehr ähnlich sehen (Abb. **132**d), weichen sie doch in einer Reihe von Merkmalen ab. Harzkanäle fehlen vollständig, und im sekundären Holz sind die Tracheidenwände mit Spiralverdickungen versehen, die sonst nur noch bei den Cephalotaxaceen vorkommen.

Die Staubblätter sind häufig mehr oder weniger schildförmig gestaltet und erinnern besonders in der Gattung *Taxus* an die Sporangienträger von *Equisetum* (Abb. **132**e, f). Sie bilden teils kleine kugelförmige Einzelblüten, teils werden sie zu ährenförmigen Blütenständen vereinigt. Die Samenanlagen stehen einzeln am Ende kleiner, schuppig beblätterter Kurztriebe, an denen keine Deck- oder Samenschuppen ausgemacht werden können (Abb. **132**d, g). An der Basis der Samenanlage entsteht zur Blütezeit ein kleiner Ringwulst, der später zu einem becherförmigen (Abb. **132**h) oder den ganzen Samen einhüllenden fleischigen, bei der Eibe hellrot gefärbten Arillus auswächst.

Die genannten Unterschiede gegenüber den meisten übrigen Coniferen werden vielfach sehr hoch bewertet; insbesondere sollen die weiblichen Kurztriebe nicht mit den Coniferenzapfen vergleichbar sein, so daß die Taxaceen als eigene Ordnung oder gar noch höhere taxonomische Einheit behandelt werden. Andererseits können aber die Cephalotaxaceen und Podocarpaceen als Bindeglieder angesehen werden, so daß sich die Taxaceen vielleicht als extreme Reduktionsformen interpretieren lassen, bei denen keine erkennbaren Deck- und Samenschuppen mehr ausgebildet werden.

Taxus baccata, die in den europäischen Wäldern verbreitete Eibe, wird sehr häufig in Gärten und Parks gepflanzt. Ihre außerordentliche Ausschlagfähigkeit macht sie nicht nur für Hecken geeignet, sondern erlaubt es auch, sie zu willkürlichen Formen zurechtzustutzen. Blätter und Zweige enthalten das giftige Taxin.

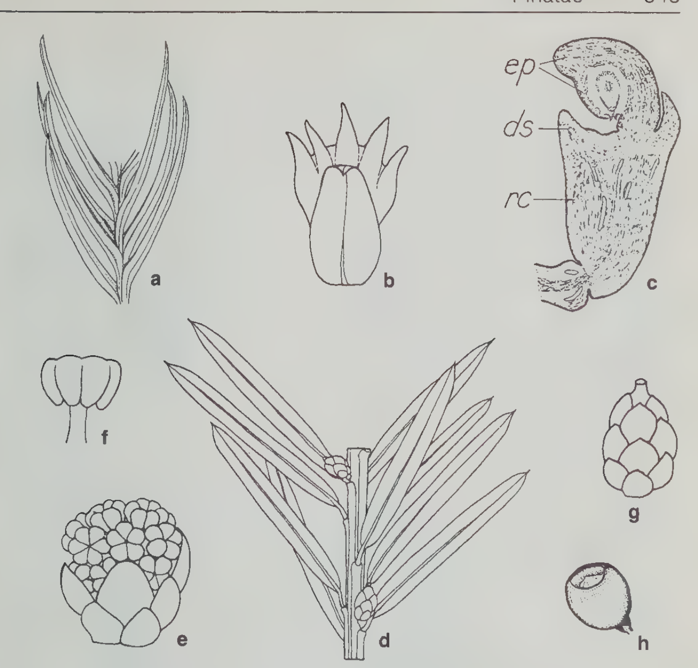


Abb. 132 **a, b)** *Taxodiaceae, Cryptomeria japonica.* a. Zweigstück. b. Deckschuppe und fünfzipflige Samenschuppe. **c)** *Podocarpus* spec. Weiblicher Zapfen mit einer Samenanlage, diese vom Epimatium (ep) umschlossen. ds = Deckschuppe, rc = Receptaculum. **d–h)** *Taxus baccata.* d. Zweigstück mit zwei weiblichen Trieben, e, f. Männliche Blüte und einzelnes Staubblatt. g. weiblicher Kurztrieb mit hervortretender Mikropyle der Samenanlage. h. Reifer Same mit Arillus. (c nach Chamberlain).

Literatur

Chowdhury, C. R. 1963: The embryogeny of Conifers: a review. – Phytomorphology 12: 313–338.

Eckenwalder, J. E. 1976: Reevaluation of *Cupressaceae* and *Taxodiaceae:* a proposed merger. – Madrono 23: 237–256.

Ferre, Yvette de 1958: Problèmes actuels relatifs aux Conifères. – Bull. Soc. bot. France 105: 155–205.

Florin, R. 1948: On the morphology and relationships of the *Taxaceae.* – Bot. Gaz. 110: 31–39. – 1950: On female reproductive organs in the *Cordaitinae.* – Acta Horti Bergiani 15: 111 –134. – 1951: Evolution in Cordaitales and Conifers. – Acta Horti Bergiani 15–285–388. – 1954: The female organs of conifers and taxads. – Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 29: 367–389. – 1963: On Jurassic Taxads and Conifers from North Western Europe and Eastern Greenland. – Acta Horti Bergiani 17: 257–402. – 1963: The distribution of Conifer and Taxad genera in space and time. – Acta Horti Bergiani 20: 121–302.

Grand d'Eury, C. 1877: Flore carbonifère du Département de la Loire et du Centre

de la France. – Mém. Acad. Sci. Paris 24: 1–624.

Grauvogel-Stamm, Lea 1969: Noveaux types d'organes reproducteurs mâles de Conifères du Grès à *Voltzia* (Trias Inférieur) des Vosges. – Bull. Serv. Carte géol. Als. Lorr. 22: 93–120.

Grauvogel-Stamm, Lea, Grauvogel, L. 1975: *Aethophyllum* Brogniart 1828, Conifère (non Equisétale) du Grès à Voltzia (Buntsandstein Supérieur) des Vosges (France). – Géobios 8 (2): 143–146.

Harris, T. M. 1976: The Mesozoic Gymnosperms. – Rev. Palaeobot. Palynol. 21: 119–134. (betr. Taxaceen)

Hirmer, M. (Hrsg.) 1936/37: Die Blüten der Coniferen. – Bibl. Bot. 114 (1–3).

Keng, H. 1969: Aspects of morphology of *Amentotaxus formosana* with a note on the taxonomic position of the genus. – J. Arn. Arb. 50: 432–446.

Miller, C. N. 1977: Mesozoic Conifers. – Bot. Rev. 43: 217–280.

Miller, C. N., Brown, J. T. 1973: A new Voltzialean cone bearing seeds with embryos from the Permian of Texas. – Amer. J. Bot. 60: 561–569.

Nozeran, R., Grauvogel-Stamm, Lea 1971: Réflexions sur la structure et la phylogénèse des cônes mâles des Gymnospermes à la suite des découvertes paléontologiques récentes. – Ann. Sci. nat. Bot. 12 sér. 12 (3): 249–254.

Owens, J. N., Molder, M. 1964–1980: Zahlreiche Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Coniferen. – Canad. J. Bot. 42 bis 58.

Renault, B. 1879: Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère. – Nouv. Arch. Mus. 2. sér. 2: 213.

Schweitzer, H. J. 1963: Der weibliche Zapfen von *Pseudovoltzia liebeana*. – Palaeontogr. B 113: 1–29.

Strasburger, E. 1869: Die Befruchtung der Coniferen. – Jena.

Wilde, Mary H. 1944: A new interpretation of Coniferous cones. I. *Podocarpaceae*. – Ann. of Bot. 8: 2–41.

Klasse **Gnetatae**

Zu den Gnetaten gehören drei sehr verschiedenartige Gattungen, die je einer Familie oder oft sogar einer Ordnung zugeteilt werden. Ihnen gemeinsam sind eine Reihe von Merkmalen, die sie deutlich von den übrigen Gymnospermen trennen. Dazu gehört das stark verlängerte, sehr dünne Integument, das an den Griffel der Angiospermen erinnert (Abb. **133**d, **134**c, e), an dessen Mündung aber ein Bestäubungstropfen gebildet wird. Charakteristisch sind ferner Stamina mit filamentartigen Stielchen, die einige dichtgedrängte oder zu Synangien vereinigte Pollensäcke tragen (Abb. **133**c, **134**f), das Vorkommen von männlichen Blüten bzw. Blütenständen mit sterilen weiblichen Organen (Abb. **134**b, f) und das Vorhandensein von Tracheen im sekundären Holz (Abb. **133**e, f). Diese und einige weitere Eigenschaften, die nur bei einem Teil der Gnetaten vorkommen, haben besonderes Interesse gefunden, da sie auf eine vermittelnde Stellung zwischen Gymnospermen und Angiospermen hinzuweisen schienen. Eine nähere Prüfung zeigt jedoch, daß die Übereinstimmungen mit den Angiospermen sehr wahrscheinlich als Parallelentwicklungen angesehen werden müssen.

Die **Ephedraceae** oder Meerträubelgewächse sind mit etwa 40 Arten der Gattung *Ephedra* vorwiegend in den Trockengebieten Zentralasiens, des Mittelmeerraumes, im westlichen Nordamerika bis Mexiko

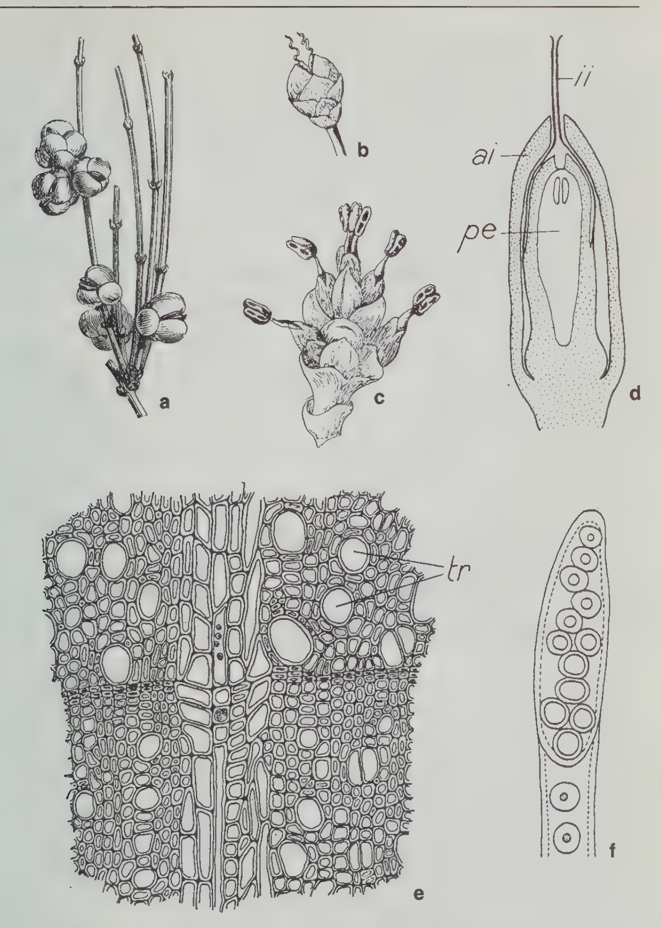


Abb. 133 *Ephedraceae.* **a)** *Ephedra* spec. Zweigstück mit reifen Samen und fleischigen Schuppenblättern. **b, c)** *E. altissima.* Weiblicher und männlicher Blütenstand. **d)** *E. viridis.* Samenanlage im Längsschnitt. ai = „äußeres Integument", ii = inneres Integument, pe = primäres Endosperm mit Archegonien (Eizellen). **e)** *E. trifurcata.* Querschnitt durch das sekundäre Holz mit einer Anzahl Tracheen (tr). 110 : 1. **f)** *E. distachya.* Ende einer Trachee mit Hoftüpfeln und Durchbrechungen in der schrägen Querwand. 150 : 1. (a nach Le Maout u. Decaisne, b, c nach Kirchner, d nach Flowers, e nach Chamberlain).

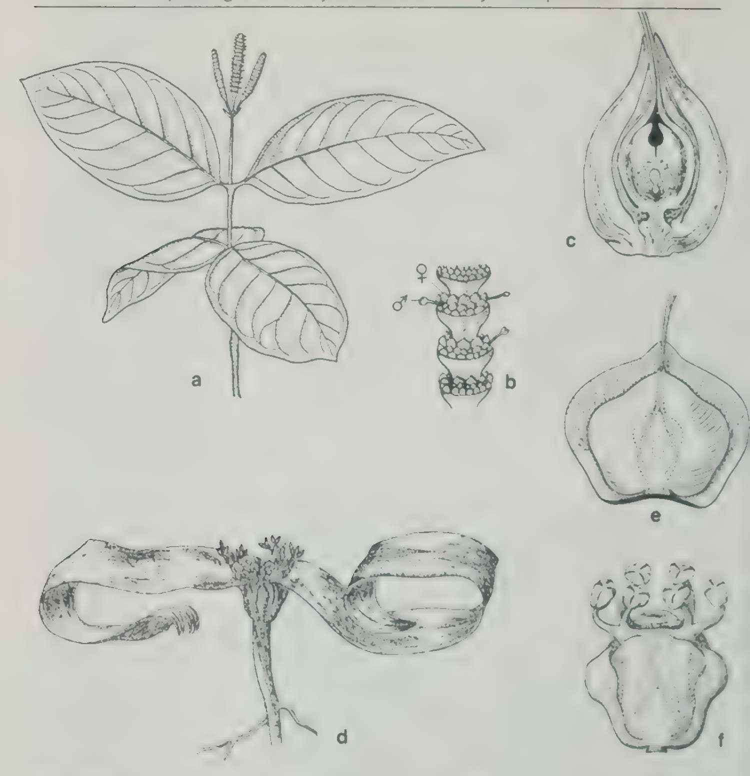


Abb. 134 **a)** *Gnetum latifolium*. Zweig mit männlichen Blütenständen. **b)** *G. gnemon*. Teil eines männlichen Blütenstandes mit sterilen weiblichen Blüten. **c)** *G. gnemon*. Weibliche Blüte im Längsschnitt. Nucellus mit Pollenkammer und Embryosack, von stark verlängertem Integument und zwei weiteren Hüllen umgeben. **d–f)** *Welwitschia mirabilis*. d. Habitus einer blühenden Pflanze. e. Einzelne weibliche Blüte mit verlängertem Integument und verwachsenem Hüllblatt-Paar. f. Männliche Blüte mit zentraler rudimentärer Samenanlage und Hüllblättern. (a nach Markgraf, b nach Karsten und Liebisch, Ehrendorfer, c nach Blume, d nach Eichler, e, f nach Church).

und in den Südanden verbreitet. Es sind kleinere oder größere xeromorphe Sträucher von schachtelhalm- oder ginsterartiger Erscheinung, deren kreuzweise gegenständige Blätter zu kleinen schuppenförmigen Organen reduziert sind und bei denen die Aufgabe der Photosynthese hauptsächlich oder ausschließlich von den grünen Zweigen erfüllt wird (Abb. **133**a). Der jährliche Dickenzuwachs ist gering, doch entsteht allmählich ein gut entwickelter Holzkörper. Dieser enthält

neben den Tracheiden auch Tracheen von größerem Durchmesser, Querschnitte zeigen daher nicht das für die Gymnospermen typische regelmäßige Zellbild (Abb. **133**e). Die Durchbrechungen in den schrägen Querwänden der Tracheen sind gewöhnlich kreisrund und weisen etwa den gleichen Durchmesser auf wie die Hoftüpfel in den Seitenwänden. Sie sind mit diesen durch Übergänge verbunden und unterscheiden sich nur dadurch, daß keine Höfe ausgebildet und die Primärmembranen wieder aufgelöst werden (Abb. **133**f). Man kann daher annehmen, daß die Durchbrechungen aus typischen Gymnospermen-Tüpfeln hervorgegangen sind, während bei den Angiospermen eine Herkunft von leiterförmigen Tüpfeln als wahrscheinlich angesehen wird.

Normalerweise sind die Pflanzen dioezisch. Männliche Individuen bilden an den Knoten kleine verzweigte, knäuelige Infloreszenzen aus. Jede Einzelblüte entspringt einem Tragblatt und wird anfangs von zwei schuppenartigen Gebilden umhüllt, die oft als Perianth interpretiert werden. Daraus treten später ein oder zwei stielartige Organe hervor, die am Ende eine Anzahl zwei- bis dreifächeriger Pollensäcke tragen (Abb. **133**c). Durch schlitzförmige Öffnungen wird der Pollen entlassen. Die Entwicklung des männlichen Gametophyten entspricht der bei den Pinaceen. Gelegentlich treten in den männlichen Blütenständen auch einzelne weibliche Blüten auf. Diese entwickeln zwar keine Samen, wohl aber bildet sich an der Mikropyle ein Bestäubungstropfen, der Insekten anzulocken vermag, so daß die Übertragung des Pollens mit ihrer Hilfe ermöglicht wird.

Die weibliche Infloreszenz setzt sich aus Kurztrieben mit je einigen kreuzweise gegenständigen Schuppenblättern und ein bis drei Samenanlagen am oberen Ende zusammen (Abb. **133**b). Jede Samenanlage besitzt zwei den Nucellus umgebende röhrenförmige Hüllorgane. Das äußere wird teils als ein zweites, äußeres Integument angesehen, teils wird es dem Perianth der männlichen Blüte gleichgesetzt, wobei dann die Voraussetzung gemacht wird, daß zwei gegenständige Schuppenblätter miteinander verwachsen seien (Abb. **133**d). Die innere Hülle, das eigentliche Integument, ist ein Stück weit mit dem Nucellus verschmolzen und wächst zu dem stark verlängerten Mikropyllarröhrchen aus.

Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten, Befruchtung und Embryogenese stimmen weitgehend mit den Coniferen überein. Bemerkenswert ist jedoch, daß die Zygote unter dreimaliger Teilung acht Embryonen hervorbringt, die durch rasch sich verlängernde Suspensorzellen in das Innere des Prothalliums transportiert werden. Aus den meist zwei bis drei Archegonien können daher ziemlich viele Embryonen hervorgehen, von denen allerdings nur einer erhalten bleibt. Bei der Samenreife wird die äußere Hülle der Samenanlage zu

einer harten Schale, während die vorausgehenden Schuppen und das Tragblatt vielfach Flügel ausbilden oder fleischig werden und auffällig gefärbt sind (Abb. **133**a).

Aus *Ephedra sinica* und anderen Arten wird Ephedrin, ein Alkaloid zur Regelung des Blutkreislaufes, gewonnen.

Auch die Familie der **Gnetaceae** besteht nur aus der Gattung *Gnetum* mit etwa 40 Arten. Sie sind vorwiegend als Lianen, seltener als Sträucher der tropischen Wälder besonders in Südostasien, mit einigen Vertretern auch in Westafrika und im Amazonasgebiet verbreitet. Die gegenständigen Blätter variieren in der Form, zeichnen sich aber allgemein durch eine flächige, von einem Blattstiel abgesetzte Spreite mit fiederigen Hauptnerven und Netznerven in den Zwischenräumen aus, so daß sie kaum von Dikotylenblättern zu unterscheiden sind (Abb. **134**a). Die Tracheen im sekundären Holz sind noch größer als bei Ephedra und erreichen Durchmesser, die denen weitlumiger Angiospermen-Gefäße entsprechen. Die oft nur wenig schrägen oder genau transversal liegenden Querwände besitzen meist einfache, große Durchbrechungen, doch läßt sich an Übergangsformen erkennen, daß sie auch hier aus runden, zu mehreren miteinander vereinigten Hoftüpfeln entstanden sind. Während die strauchigen Arten ein normales sekundäres Dickenwachstum aufweisen, bringen bei den kletternden Formen aufeinanderfolgende neugebildete Kambien konzentrische Ringe von Leitbündeln hervor. Im sekundären Phloem verschiedener Arten finden sich Geleitzellen, die aber nicht, wie bei den Angiospermen, durch eine letzte inäquale Teilung vor der Siebröhrenbildung entstehen, sondern direkt vom Kambium hervorgebracht werden.

Die Blütenstände stehen terminal oder entspringen den Blattachseln. Sie bestehen aus einem oder mehreren schlanken, walzlichen Gebilden. In beiden Geschlechtern, die diözisch verteilt sind, finden sich die Einzelblüten quirlförmig in den Achseln ringwulstförmiger Verdickungen angeordnet (Abb. **134**b). Die männlichen Blüten, die in mehreren Schichten übereinander stehen, setzen sich aus einem einfachen Stielchen mit ein oder zwei Pollensäcken an der Spitze sowie einer basalen röhrenförmigen Hülle, dem „Perianth", zusammen. Oftmals können sterile weibliche Blüten über den männlichen beobachtet werden. In den weiblichen Infloreszenzen sind die Blüten nur in einer Schicht über jedem Ringwulst angeordnet. Sie ähneln denen von *Ephedra*, doch wird der Nucellus außer durch das langröhrige Integument von zwei weiteren schlauchförmigen Hüllen umgeben (Abb. **134**c).

Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten ist für die Gymnospermen ungewöhnlich. Es sind meist mehrere Embryosackmutterzellen im Nucellus vorhanden, die bei der Reduktionsteilung keine Zellwände zwischen den Tochterkernen ausbilden, so daß jeweils alle vier Megasporenkerne in einen Embryosack eingehen, eine Erscheinung,

die von verschiedenen Angiospermengruppen bekannt ist (tetrasporischer Embryosack). In den sich entwickelnden Prothallien schreitet die Bildung der Zellwände nur langsam vom chalazalen zum mikropylaren Ende fort, wobei meist mehrere Kerne in einer Zelle eingeschlossen werden. Zur Zeit der Befruchtung sind am apikalen Ende meist noch freie Kerne vorhanden; Archegonien werden dementsprechend nicht ausgebildet, vielmehr werden anscheinend alle freien Kerne zu Eizellen und können, wenn sie mit einem Pollenschlauch in Kontakt kommen, befruchtet werden. Aus den Zygoten entwickeln sich stark verzweigte Suspensoren, doch wird von den sehr zahlreichen Embryonen jeweils nur einer in der Samenanlage fertig entwickelt. An den reifen Samen erhärtet die innere der beiden schlauchförmigen Hüllen, während die äußere fleischig wird und durch lebhafte Färbung auffällt.

Das nährstoffreiche Endosperm der Samen von *Gnetum gnemon* und einigen anderen Arten ist eßbar.

Sehr merkwürdig ist die Familie der **Welwitschiaceae,** die nur die in trockenen Küstengebieten von Namibia und Angola vorkommende Art *Welwitschia mirabilis* enthält. Die Pflanze bildet nach den beiden Keimblättern nur zwei gegenständige, riemenförmige Laubblätter aus. Während diese sich am vorderen Ende allmählich abnutzen, wachsen sie kontinuierlich mit Hilfe eines Basalmeristems von hinten her nach. Der gedrungene, nur wenig aus dem Boden hervortretende Stamm erreicht durch sekundäres Dickenwachstum allmählich einen Durchmesser von ein bis zwei Metern (Abb. **134**d). Eine mächtige Pfahlwurzel, die sich bald nach der Keimung entwickelt, vermag zehn Meter und mehr in den Boden einzudringen, um das Grundwasser zu erreichen.

Die verzweigten Infloreszenzen entspringen dem gestutzten Stammende zwischen den beiden Laubblättern. Die ährenförmigen Teilblütenstände sind mit kreuzweise gegenständigen, sich deckenden schuppenförmigen Tragblättern besetzt, in deren Achseln jeweils eine Blüte sitzt. Diese besteht auf den weiblichen Pflanzen aus einer Samenanlage, deren Integument wiederum sehr stark verlängert ist, und einem Paar großer medianer Schuppenblätter, die zu einer fast vollständig geschlossenen, geflügelten Hülle verwachsen (Abb. **134**e). Den männlichen Blüten gehen zwei Paar solcher Blattorgane voraus, die kreuzweise gegenständig angeordnet sind; sie hüllen sechs Stamina ein, die an der Basis ringförmig verwachsen sind und an der Spitze jeweils dreifächerige Pollensäcke tragen (Abb. **134**f). Im Zentrum der Blüte befindet sich eine rudimentäre Samenanlage mit einem verlängerten, an der Spitze trichterförmig erweitertem Integument. Hier wird eine nektarartige Flüssigkeit ausgeschieden, und da auch die Blütenstände auffällig gefärbt sind, könnte Insektenbestäubung vermutet werden, doch ist sie bisher nicht nachgewiesen.

Aus der einzigen Embryosackmutterzelle geht wieder ein tetrasporischer Embryosack hervor. Nach anhaltender freier Kernteilung setzt schließlich unregelmäßige Wandbildung ein, so daß Zellen mit wechselnder Zahl von Kernen entstehen. Nach der Bestäubung wachsen die obersten Zellen als Eischläuche nach oben in das Nucellusgewebe hinein und den Pollenschläuchen entgegen. Wo sie mit diesen zusammentreffen, finden auf bisher nicht genau geklärte Weise Kernverschmelzungen statt. Die Embryoentwicklung entspricht dann weitgehend der von *Gnetum*. Bei der Samenreife wächst die Blütenhülle zu breiten, dünnhäutigen Flügeln aus, welche die Verbreitung der Samen durch den Wind begünstigen.

Literatur

Arber, E. A. N., Parkin, J. 1908: Studies in the evolution of the Angiosperms to the *Gnetales*. – Ann. of Bot. 22: 489–515.

Eames, A. J. 1953: Relationships of the *Ephedrales*. – Phytomorphology 2: 79–100.

Fagerlind, F. 1969: The initiation and primary development of the sporangia and the sporangia-forming organ-systems in the genus *Ephedra*. – Cellule 68: 287–344.

Martens, P. 1971: Les Gnétophytes. – Handb. Pfl. Anat. XII. 2. – Berlin, Stuttgart.

Martens, P., Waterkeyn, L., Lehmann-Baerts, M. 1954–1977: Etudes sur les *Gnétales*. – Cellule 56 bis 72.

Thompson, W. P. 1918: Independent evolution of vessels in *Gnetales* and Angiosperms. – Bot. Gaz. 65–90.

Anhang: Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie der Spermatophyten-Organe

Bei der Beschreibung der Angiospermen- und Gymnospermen-Organe wurde vorausgesetzt, daß sie bei aller Vielfalt und den oftmals starken Abwandlungen im Zusammenhang mit Spezialisierungen oder der Übernahme von Sonderfunktionen doch auf drei Grundogane – Wurzeln, Sproßachsen (Kaulome) und Blattorgane (Phyllome) – zurückgeführt werden können (S. 1ff.). Es müssen sich daher bestimmte Merkmale angeben lassen, an denen auch umgeformte Organe mit genügender Sicherheit als zu einer dieser Kategorien gehörig erkannt werden können. Vergleichsweise einfach liegen die Verhältnisse in der vegetativen Region, von der daher ausgegangen wird.

Die vegetativen Organe

Die Wurzeln stimmen zwar in ihrer fast immer drehrunden äußeren Gestalt mit vielen Sproßachsen überein, sie sind aber durch den Ursprung der Primärwurzel am Wurzelpol des Embryos, die endogene Anlegung von Seiten- und Adventivwurzeln, Wurzelhaube, Organisation des Vegetationspunktes, das Fehlen von Blattorganen, die Ausbildung von Wurzelhaaren sowie Bau und Entwicklungsmodus des zentralen Leitgewebezylinders (S. 63–68, Abb. **33–36)** allgemein eindeutig charakterisiert und daher sicher gegen die Sproßorgane abgrenzbar.

Unter den Sproßorganen zeichnen sich die Phyllome im großen und ganzen gegenüber den Kaulomen durch folgende Merkmale aus:

Frühzeitige Anlegung und Ausgliederung in regelmäßiger akropetaler Folge seitlich am Vegetationspunkt, wobei dieser einem Plastochronformwechsel unterliegt (S. 5–11, Abb. **2–4**).

Nachträgliche Anlegung von Seitenachsen in den Blattachseln (S. 9, Abb. **2**a, **4**b).

Begrenztes Wachstum, insbesondere frühzeitige Einstellung des Spitzenwachstums (S. 33, 45, Abb. **15**).

Flächige (bifaziale) Ausbildung transversal zur Längsrichtung der Sproßachse; Blattränder, die Ober- und Unterseite (adaxiale und abaxiale Seite) gegeneinander abgrenzen (S. 33–37, 45–47), Abb. **3**a–c, e, **4**c, **16–18, 23**).

Gliederung in Oberblatt (Spreite und Blattstiel) und Unterblatt (S. 33, 45–47, Abb. **15, 18–19**).

Eventuelle „Verzweigung“ (einfache, mehrfache Fiederbildung usw.) in der Ebene der Blattfläche; keine Seitensprosse in den Fieder-Achseln (S. 39–41, 49, Abb. **15**d, f, **19, 24**a, d).

Außer Betracht bleiben können hier einige paläozoische Gymnospermen, bei denen eine klare Gliederung in Blatt- und Achsenorgane noch nicht gegeben ist. Aber auch unter den lebenden Spermatophyten gibt es zahlreiche Fälle, in denen Abweichungen in dem einen oder anderen der aufgezählten Merkmale auftreten. Beispiele liefern stengelähnliche Blattformen, besonders solche, die bereits als stielrunde Organe angelegt werden (S. 41f., 45, 47, Abb. **21**a–c, **22**c, **29**c); beblätterte Triebe, an denen die Achseltriebe nicht ausgebildet werden und oftmals nicht einmal in der Anlage vorhanden sind (S. 11f., Abb. **80**e, **115**a); Knospenschuppen, Hoch- und Niederblätter, z. T. auch Laubblätter, die keine Gliederung in Ober- und Unterblatt aufweisen (S. 45, 54f, Abb. **22, 28**b–d); zu Dornen, Ranken usw. umgebildete Blätter oder Blatteile (S. 59, Abb. **30**); praktisch endständige Phyllome, bei deren Ausgliederung der Vegetationspunkt größtenteils oder sogar vollständig aufgebraucht wird (S. 11); früher als die Tragblätter hervortretende Seitenachsen im Infloreszenzbereich (S. 69, Abb. **37**b, c) usw. Umgekehrt kommen auch modifizierte Kaulome vor, wie z. B. Flachsprosse oder Kurztriebe mit begrenztem Wachstum (S. 31, Abb. **14**c). Auch in solchen Fällen ist aber, unter Heranziehung aller Kriterien, besonders der Stellung des fraglichen Organs im Gefügesystem, seiner Lagebeziehung, ferner durch den Vergleich mit nahe verwandten Arten und die Berücksichtigung von Übergangsformen in aller Regel eine Zuordnung zu einem der beiden Organtypen möglich.

Demgegenüber ist die Frage gestellt worden, ob es berechtigt sei, eine scharfe und allgemein gültige Trennung von Phyllomen und Kaulomen zu postulieren oder ob man nicht vielmehr von einem Kontinuum ausgehen müsse, in dem das „typische Blatt“ und die „typische Sproßachse“ nur die beiden Endpunkte einer morphologischen Reihe darstellten. Die Antwort hängt offenbar von der verfolgten Absicht ab. Wenn das Ziel eine rein empirische Beschreibung des unmittelbar Wahrnehmbaren ist und jede Deutung oder Wertung vermieden werden soll, wird es zweckmäßig sein, etwa ein Phyllokladium eines Blattkaktus (Abb. **7**e, **14**c) oder ein „Rundblatt“ von *Juncus effusus* (Abb. **109**g) als Organe zu bezeichnen, die gewisse Eigenschaften der Blätter mit solchen der Sproßachse vereinigen.

Eine wesentliche Aufgabe der Morphologie besteht jedoch darin, den Aufbau des Pflanzenkörpers und die Gestalt der verschiedenen Organe verständlich zu machen, Beziehungen zu verwandten Taxa

herzustellen und nach möglichen phylogenetischen Zusammenhängen zu suchen. Bei der Betrachtung konkreter Fälle erweist es sich dann immer wieder, daß man mit der Annahme zweier verschiedener Grundorgane des Sprosses zu sinnvollen Ergebnissen kommt. Die genannten Beispiele verdeutlichen dies: Das Sproßsystem einer *Rhipsalis houlletiana* oder *Rh. crispata* wird nur begreiflich, wenn die Flachsprosse als Äquivalent der stielrunden Achsen anderer *Rhipsalis*-Arten oder eines normalen *Pereskia*-Stengels aufgefaßt werden, und eine einleuchtende Erklärung für die Gestaltung eines Triebes von *Juncus effusus* ergibt sich nur, wenn man die stielrunden Organe am Ende der Triebe einem flachen Laubblatt von *Juncus macer* oder einer *Luzula*-Art gleichsetzt.

Eine andere Frage ist es, wie die drei Grundorgane phylogenetisch entstanden sind. Wie bei den schon erwähnten Gymnospermen (S. 312, Abb. **119**) sind auch bei verschiedenen fossilen Pteridophyten und selbst bei einigen lebenden Farngewächsen Phyllome und Kaulome noch nicht deutlich oder überhaupt nicht differenziert. Man kann daher vermuten, daß die Spermatophyten von solchen einfachen Vorfahren abstammen und daß sich Achse, Blatt sowie auch die Wurzel aus einem einheitlichen Ur-Organ entwickelt haben könnten. Dieses läßt sich blattartig vorstellen, wie bei vielen Lebermoosen und verschiedenen Algen-Gruppen, man kann aber auch von stengelartigen Organen ausgehen, aus denen die Phyllome sich durch verschiedene Umbildungsprozesse entwickelt hätten. Beide Hypothesen sind vertreten worden.

Als um 1920 bemerkenswerte Funde aus den Schichten des Devons bekannt wurden, erfuhr die zweite Version starken Auftrieb. In dem gut erhaltenen Material fand sich u. a. *Rhynia major,* deren oberirdische Sprosse ausschließlich aus gabelig (dichotom) verzweigten, stengelartigen Gliedern mit je einem einfachen hadrozentrischen Leitbündel, der Protostele, bestanden und zum Teil an ihren distalen Enden Sporangien trugen (Abb. **135**a). Ähnliche Formen sind auch in noch älteren devonischen Schichten gefunden worden, z. B. *Hicklingia* (Abb. **135**b). Hierauf begründete sich die Theorie, daß die Gewächse mit *Rhynia*-artigem Sproßaufbau als die Ahnenformen der Kormophyten anzusehen seien und daß sich folglich aus ihren kaulomartigen Gabelsprossen die sehr verschiedenartigen Organe der Pteridophyten und Spermatophyten entwickelt haben müßten.

Es hat sich eingebürgert, die einzelnen Glieder der Gabelsprosse Telome zu nennen; man spricht daher auch von der Telomtheorie. In einer Reihe von Elementarprozessen sollen die Telome in mannigfaltiger Weise umgeformt worden sein; als wichtigste seien genannt:

Planation, d. h. Ausrichtung der ursprünglich räumlich angeordneten Telome in einer Ebene.

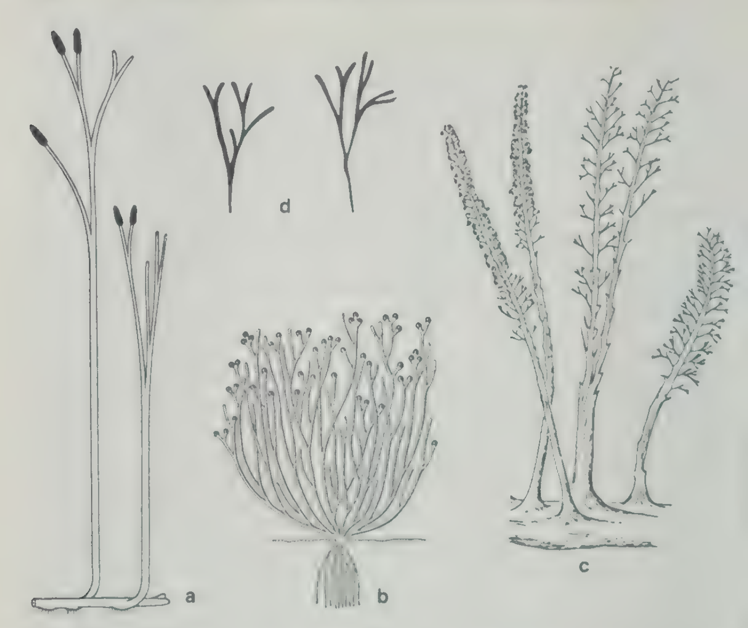


Abb. 135 **a, b)** *Rhyniaceae (Psilophyta).* a. *Rhynia major*, mittl. Devon. 1 : 6. b. *Hicklingia*, unt. Devon. 1 : 3,5. **c, d)** *Hyenia elegans (Cladoxylales, Primofilices)*, mittl. Devon. c. Sproßteile mit übergipfelten, gabelig verzweigten Phylloiden (die beiden linken fertil). 1 : 2,5. d. Zwei Phylloide, 4 : 1. (a nach Kidston u. Lang, b nach Lang, c, d nach Kräusel u. Weyland).

Übergipfelung, d. h. ungleiche Entwicklung der beiden Äste einer gabeligen Verzweigung, wodurch ein Teil der Sproßabschnitte in eine seitliche Lage gebracht wird (Abb. **136**a–c).

Verwachsung mehrerer Telome zu einem äußerlich einheitlich erscheinenden Organ.

Die übergipfelten, nur begrenzt fortwachsenden Sproßteile wurden zu Ur-Blättern und schließlich durch Verwachsung zu echten flächigen Blättern (Abb. **136**d). Gabelig verzweigte Nervatur der Blätter, die besonders bei Farnen, aber auch bei Gymnospermen und einigen Angiospermen anzutreffen ist (Abb. **18**i, **120**a, **125**a–c, **131**c, d), ebenso wie gelegentlich zu beobachtende gabelige Verzweigung der Blattorgane (fossile Ginkgoaten u. a.) werden daher als Hinweis auf diese phylogenetischen Vorgänge gewertet. Fiedernervatur und fiedrige Teilung eines Blattes erklären sich daraus, daß sich auch in den Phyllomen selbst der Elementarprozeß der Übergipfelung abspielen kann (Abb. **136**e).

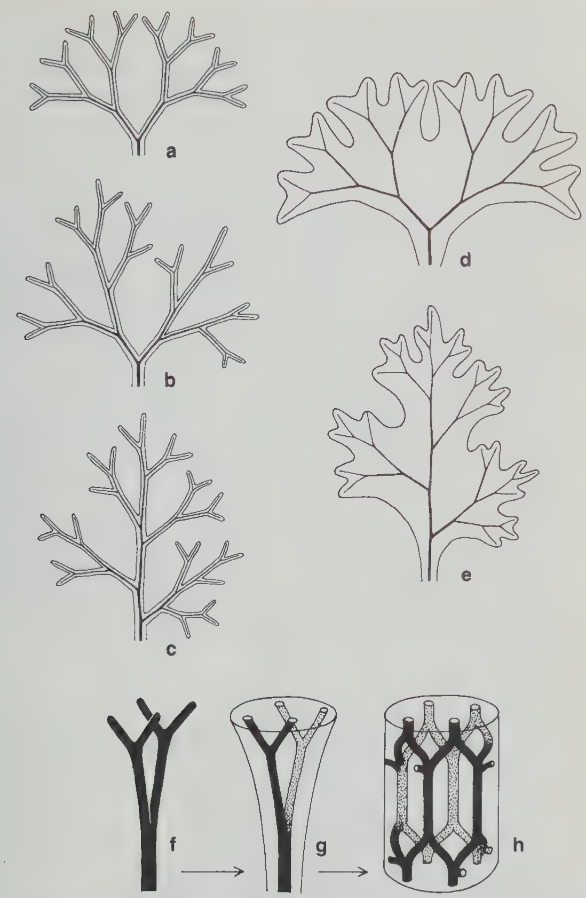


Abb. 136 Elementarprozesse nach der Telomtheorie. **a–c)** Übergipfelung in einem Telomstand, dessen Glieder in einer Ebene ausgerichtet sind. **d, e)** Verwachsung von Telomständen zu flächigen Blättern. **f–h)** Verwachsung in räumlich verzweigtem Telomstand, Entstehung einer Stroßachse mit ringförmig angeordnetem Leitgewebe. (Nach Zimmermann).

Auf entsprechende Weise wird der anatomische Bau der Sproßachse, vor allem die Gestaltung des Leitgewebes, herzuleiten versucht (Abb. **136**f–h). Hierbei erweist es sich allerdings, daß sich die bereits bei Farnen vorkommende ringförmige Anordnung miteinander anastomosierender Hauptleitbündel und besonders der bei Monokotylen ver-

breitete Palmentyp nicht aus den Eigenschaften von Gabelsprossen erklären lassen, so daß zusätzliche Hilfsannahmen gemacht werden müssen. Über die Entstehung der blattachselständigen Seitenachsen, wie sie für die meisten Spermatophyten kennzeichnend sind, wird nichts Genaues ausgesagt und ebensowenig über die Differenzierung der Wurzeln.

Daß sich Vorgänge, wie sie die Telomtheorie für die Phylogenese der Phyllome postuliert, tatsächlich abgespielt haben könnten, läßt sich anhand der Primofilices (Abb. **135**c, d), Progymnospermen (Abb. **119**) und Samenfarne (Abb. **120**a) glaubhaft machen. Ungewiß bleibt, ob man es hier mit einem Modellfall zu tun hat, der auf alle Gymnospermen übertragen werden kann, oder ob nicht besonders bei den Pinaten, Cycadeen und den isoliert stehenden Gnetaten auch mit einem anderen Verlauf der Evolution gerechnet werden muß. Darüber hinaus muß auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß die *Rhynia*-Verwandtschaft bereits aus reduzierten oder spezialisierten Formen besteht. Immerhin haben die Cordaiten mit wohlentwickelten ungegliederten, zum Teil ziemlich großen Blättern und in den Blattachseln entstehenden Seitensprossen (S. 328, Abb. **126**) bereits im Devon existiert, und aus dem oberen Karbon sind uns Cycadeen, die sich nicht wesentlich von den heutigen Vertretern unterscheiden, sowie erste Piniden bekannt (S. 330, Abb. **127**a–d). Es kann vermutet werden, daß sie zu dieser Zeit schon eine lange, eigene Entwicklung durchlaufen hatten, so daß ihre Stammformen durchaus ebenso alt sein könnten wie *Rhynia* und andere „Telompflanzen".

Bei den Angiospermen besteht umgekehrt ein so großer zeitlicher Abstand – genauere Kenntnis haben wir erst aus dem späten Mesozoikum – daß über eventuelle Beziehungen zu den *Rhynia*-Verwandten nur gemutmaßt werden kann. Überdies bedarf es der Annahme einer bei den heute lebenden Spermatophyten fortdauernden Wirksamkeit von Telomen nicht, vielmehr können die fertige Organgestalt und der Verlauf des Leitgewebes als Ergebnis von Entwicklungsvorgängen verständlich gemacht werden, die sich an Phyllomen und Kaulomen als den Grundeinheiten des vegetativen Sprosses abspielen (S. 14–17, 33–49, 53–63). Versuche, die Fiedern geteilter Blätter, die Hauptnerven in der Spreite, die Leitbündel in der Sproßachse usw. mit Telomen bzw. Protostelen bestimmter paläozoischer Pflanzengruppen zu identifizieren, erscheinen demgegenüber als in hohem Maße spekulativ.

Die Blütenorgane der Angiospermen

Nach herkömmlicher Auffassung ist die Blüte als ein spezialisierter, beblätterter Sproß anzusehen, der sich am besten mit einem Kurztrieb

vergleichen läßt. Dabei wird angenommen, daß nicht nur die mehr oder weniger blattartigen Glieder des Perianths, sondern auch Stamina und Karpelle spezialisierte Phyllome sind. Die Pollensäcke oder Samenanlagen tragenden Organe stellen demnach Sporophylle dar, so daß man auch von einer Sporophyll-Theorie der Blüte sprechen kann. Das bedeutet allerdings, daß die obengenannten Kriterien zur Unterscheidung der Phyllome von den Kaulomen nur begrenzt anwendbar sind; so muß u. a. angenommen werden, daß in den Achseln von Blütenphyllomen grundsätzlich keine Seitenachsen angelegt werden. Zur Stützung der Sporophyll-Theorie können aber trotzdem die folgenden Argumente ins Feld geführt werden:

1. Perianthblätter, Stamina und Karpelle werden grundsätzlich wie Blätter eines Laubsprosses am Vegetationspunkt ausgegliedert und sind daher in der gleichen Weise (oft wie alternierende Blattquirle) an der Blütenachse angeordnet (S. 78f., Abb. **40–42, 46, 48**). Sonderfälle, wie rasche Anlegungsfolge ohne deutlichen Plastochron-Formwechsel, terminale Stellung eines einzelnen Organs, kommen in bestimmten Fällen auch in der vegetativen Region vor.

2. Stamina und Karpelle können durch blattförmige Organe am gleichen Ort vertreten werden. In normal entwickelten Blüten werden gelegentlich Staubblätter durch petaloide Staminodien ersetzt, z. B. bei Zingiberales. Innerhalb einer Art treten entsprechende Erscheinungen bei gärtnerischen Zuchtformen („gefüllte Blüten") auf, und in spontan entstehenden „anomalen" Bildungen können darüber hinaus sowohl Stamina als Karpelle durch Perianthblätter oder sogar Laubblätter substituiert werden.

3. Zwischen Perianthblättern und Stamina, manchmal auch zwischen diesen und Karpellen kommen Übergangsformen vor. Sie sind vor allem bei gefüllten Blüten und anderen anomalen Bildungen häufig, aber bei *Nymphaea* sind auch in normalen Blüten alle Seitenorgane durch Zwischenformen miteinander verbunden.

4. In verlaubten Blüten (Anomalien mit Laubblättern anstelle der Blütenorgane) können Seitentriebe in den Achseln der Blätter auftreten. Bei abnehmendem Grad der Verlaubung werden häufig die gestaltlichen Beziehungen zwischen Laubblättern und Blütenphyllomen erkennbar.

Die naheliegende Frage, ob und wie die besondere Gestalt der Sporophylle zum Bau der vegetativen Phyllome in Beziehung gebracht werden kann, ist für die Karpelle verhältnismäßig einfach zu beantworten. Aus der Beschreibung der Ontogenese und der fertigen Karpellformen (S. 99f., 107–114, Abb. **52, 57**) geht bereits hervor, daß man von einer peltaten, schlauchförmigen bzw. subpeltaten Grundstruktur ausgehen kann, wie sie, obschon nicht allzu häufig, auch in der vegetativen Region angetroffen werden kann.

Bei den Staubblättern hat die mehr oder weniger flächige Ausbildung bei einigen Magnoliales u. a. zu der Annahme geführt, daß allgemein ein einfaches Phyllom zugrundeliegt, das die Pollensäcke teils am Rande, teils auf der Innen- oder Außenfläche trägt (Abb. **67**b, c, f). Unerklärt bleibt damit allerdings die außerordentlich konstante Zahl der Pollensäcke und ihre regelmäßige Anordnung in zweiteiligen Theken. Es ist das eine unter den Spermatophyten-Organen so ungewöhnliche Erscheinung, daß man darin wohl kaum ein rein numerisches Phänomen sehen kann, sondern die Ursache in bestimmten strukturellen Besonderheiten des Staubblattes suchen muß. Es kommt weiter hinzu, daß jeweils die inneren und die äußeren Pollensäcke über den Scheitel der Anthere hinweg miteinander vereinigt sein können, so daß sogenannte monothecische Antheren entstehen (S. 95, Abb. **50**h), während am unteren Ende oftmals in beiden Theken eine entsprechende Verbindung zwischen den inneren und äußeren Pollensäcken hergestellt wird. Hingegen beobachtet man niemals an der Spitze einen Zusammenhang zwischen den inneren und äußeren Pollensäcken oder am unteren Ende eine Verbindung zwischen den Pollensäcken der einen mit denen der anderen Theke über die Mitte des Staubblattes hinweg. Es besteht also die Tendenz, alle vier Pollensäcke zu einer etwa „sattelförmigen“ Struktur zusammenzufassen.

Eine solche Anordnung entspricht nun genau dem Randverlauf in einem diplophyllen Blatt (S. 61, Abb. **31**g–i). Es gibt daher einige gute Gründe für die Vermutung, daß der Bau des Angiospermen-Staubblattes auf ein diplophylles Blattorgan zurückgeführt werden kann. Bestärkt wird diese Ansicht noch durch eine ganze Reihe von Beobachtungen an Übergangsformen zwischen Kron- bzw. Honigblättern und Staubblättern (Abb. **137**) und bei verlaubten Blüten zwischen Stamina und Laubblättern. Die erwähnte gelegentliche Flächenständigkeit der Pollensäcke wäre dann als abgeleiteter Sonderfall anzusehen.

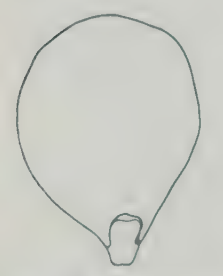






Abb. 137 *Ranunculus auricomus*. Übergangsformen zwischen Honigblatt und Staubblatt. Die Pollensäcke treten zuerst dort auf, wo die Ränder des abaxialen und des adaxialen Lappens ineinander übergehen. (Nach Baum).

Sollte sich die Hypothese des diplophyllen Staubblattes weiterhin bestätigen, so ergäben sich bemerkenswerte Übereinstimmungen mit den Fruchtblättern: In beiden Fällen lägen peltate Phyllome vor, durch deren Randverlauf die Lage der Sporangien, Pollensäcke und Samenanlagen bestimmt würde. Die Diskussion hierüber ist allerdings noch nicht abgeschlossen; vor allem wird eingewandt, daß die Entwicklungsgeschichte meistens keine eindeutigen Hinweise für einen diplophyllen Bau liefert, da insbesondere die zu erwartende Querzonenbildung nicht beobachtet werden kann. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß die Randbildung nicht nur bei Karpellen, sondern gelegentlich auch bei Laubblättern auf anfangs halbkugeligen bis stiftförmigen Primordien nachträglich einsetzen kann (S. 45, Abb. **22**c, d). Der beobachtete Entwicklungsverlauf wäre daher mit einem diplophyllen Blatt vereinbar, dessen Vorder- und Hinterlappen gleich groß und weitgehend miteinander verwachsen sind.

Eine weitere, nicht einfach zu beantwortende Frage ist es auch, ob nicht vielfach das, was wir eine Blüte zu nennen gewöhnt sind, in Wahrheit ein Pseudanthium darstellen könnte. Wenn man sich beispielsweise die Verhältnisse in der Gattung *Euphorbia* vergegenwärtigt, wo die Blüten nur noch durch ein einziges Staubblatt bzw. ein nacktes, gestieltes Gynoecium repräsentiert werden (Abb. **92**k, n, o), dann wird es vorstellbar, daß auch die letzten Anzeichen hierfür – die Gliederung der männlichen Blüten und die Tragblattreste – verloren gehen könnten. Gäbe es dann nicht die verwandten Arten und Gattungen, die eine Rekonstruktion des phylogenetischen Reduktionsprozesses ermöglichen, dann wäre die Infloreszenznatur eines solchen Gebildes nicht mehr erkennbar. Grundsätzlich muß daher mit gerechnet werden, daß es unter den Angiospermen-Blüten unerkannte Pseudanthien gibt. In der Pseudanthien-Theorie wurde sogar postuliert, daß die Zwitterblüten der Angiospermen allgemein durch Vereinigung und extreme Reduktion männlicher und weiblicher Blüten entstanden seien. Meistens wird heute jedoch die Annahme vorgezogen, daß die Zwitterblüten primär einachsige Euanthien darstellen, vor allem wohl deswegen, weil bei den für ursprünglich gehaltenen Familien keinerlei Spuren einer Pseudanthienbildung festgestellt werden können.

Im ganzen gesehen kann gesagt werden, daß die Sporophyll-Theorie alle bekannten Tatsachen der Morphologie, Anatomie, Entwicklungsgeschichte wie auch der Teratologie (der Bildungsabweichungen) mit Hilfe einiger weniger, begründbarer Annahmen in sehr befriedigender Weise zu erklären vermag. Das muß allerdings nicht bedeuten, daß sie das einzig mögliche Konzept darstellte. Wie bei den vegetativen Organen kann selbstverständlich auch hier rein empirisch vorgegangen werden, zum Beispiel indem man von „Androecialorganen" spricht und deren mögliche gestaltliche oder phylogenetische Beziehungen zu anderen Organen außer Betracht läßt, oder indem man das Ovar eines

unterständigen Gynoeciums als nicht existent betrachtet, weil es nicht als selbständiger, gegen den Blütenbecher abgrenzbarer Organteil sichtbar ist.

Indessen haben auch die Bemühungen um eine morphologische Deutung der Angiospermenblüte und ihrer Organe oftmals zu Ergebnissen geführt, die wesentlich vom klassischen Modell abweichen und vielfach unter dem Begriff einer New Morphology zusammengefaßt werden. Meist resultieren die Unterschiede gegenüber der Sporophylltheorie aus einer anderen Wertung und oft wohl aus einer gewissen Überbetonung einzelner Teilaspekte. Zum Beispiel sind einige am Blütenvegetationskegel auftretende Besonderheiten (S. 78f.) mehrfach zum Anlaß genommen worden, eine fundamentale Verschiedenheit zwischen Blüte und vegetativem Sproß zu postulieren. Die Blütenorgane sind danach nicht mit den Kaulomen und Phyllomen der vegetativen Region vergleichbar, sondern sind phylogenetisch auf anderem Wege entstanden, sie stellen Organe sui generis dar. Zugrunde liegt jedoch eine nicht berechtigte Verallgemeinerung. Die den Blüten zugeschriebenen Eigenschaften kommen bei diesen nur mehr oder weniger häufig vor, und zum Teil können sie auch in der vegetativen Region angetroffen werden.

Andererseits hat man aus dem Verhalten der Tunicaschichten auf die Phyllom- oder Kaulom-Natur der Organe schließen wollen. So wurden verschiedentlich Stamina und Plazenten als achsenartige Bildungen angesehen, weil bei ihrer Ausgliederung keine periklinen Teilungen in der inneren Tunicaschicht auftreten. Pollensäcke und Samenanlagen sollten danach zumindest bei einem Teil der Angiospermen nicht einem Sporophyll aufsitzen, sondern achsenbürtig sein. Die hierbei gemachte Voraussetzung, daß die Entstehung von Phyllomen stets mit einer Aufspaltung der inneren Tunicaschicht verbunden sei (S. 10), trifft jedoch nach den Erfahrungen im vegetativen Bereich nicht zu.

In vielen Fällen sind spezielle Varianten oder Alternativen zur Sporophylltheorie mit phylogenetischen Argumenten begründet worden. Eine wichtige Rolle hat auch in diesem Zusammenhang die Telomtheorie gespielt. Beispielsweise sind die Staubblätter einfach als ein doppelt gegabelter, fertiler Telomstand interpretiert worden. Zu derartigen Ableitungen wäre etwa dasselbe zu sagen wie oben bei den vegetativen Organen. Von der Telomtheorie inspiriert worden ist wohl ferner die Annahme, daß Leitgewebe allgemein „konservativer" sei als die äußere Gestalt. Es sind daraus zum Teil sehr weitreichende Schlußfolgerungen gezogen worden. So wurde unter anderem die Ansicht vertreten, daß die Karpelle komplexe Bildungen seien, in denen der Dorsalmedianus einem sterilen Phyllom, die Ventralbündel zwei mit dem Phyllom verschmolzenen Kaulomen angehören. Eine plausible Begründung für ein besonderes Beharrungsvermögen des Leitgewebes

ist jedoch nicht gegeben worden, und die Erfahrung spricht eher für das Gegenteil: es gibt viele Beispiele für rückgebildete Organe, in denen kein Leitgewebe mehr ausdifferenziert wird.

Schließlich wurden vermutete phylogenetische Beziehungen zu bestimmten fossilen und lebenden Gymnospermengruppen herangezogen, um die Gestalt oder die Anordnung von Angiospermen-Organen zu erklären. Zum Beispiel haben die Lyginopteridaceen in besonderem Maße das Interesse angezogen, vor allem wegen der Cupula, die als Vorläufer des Karpells, des äußeren Integuments oder auch von Arillusbildungen der Bedecktsamer betrachtet wurde. Es ist jedoch zu bedenken, daß die Entstehung von schützenden Hüllorganen um den Gametophyten bzw. den sich entwickelnden Embryo ein Vorgang ist, der sich offenkundig vielmals wiederholt hat; allein bei den Angiospermen können inneres und äußeres Integument, Arillus, Karpell, Blütenbecher, Hochblätter, Gruppen von Seitentrieben (Cupula der Fagaceen) die Schutzfunktion ausüben. Zudem besteht nicht einmal bei den Medullosaceen Einigkeit darüber, ob die Umhüllung des Megasporangiums als Äquivalent der Lyginopteridaceen-Cupula zu bewerten ist oder nicht (S. 316). Man muß es daher als ausgeschlossen ansehen, daß die Pteridospermen-Cupula etwas zum Verständnis der Angiospermenorgane beitragen könnte. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die zu überbrückende Kluft zwischen Angiospermen und Gymnospermen, trotz vieler Gemeinsamkeiten, zu groß und die Homologien zu unsicher sind, als daß ein Vergleich zwischen ausgewählten Vertretern der beiden Gruppen und ihrer Organe hilfreich sein könnte. Bei der Interpretation der Angiospermenblüte sind wir daher vollständig auf diese selbst und auf die vegetativen Organe der Bedecktsamer angewiesen.

Die Blütenorgane der Gymnospermen

Die Vielfalt der Reproduktionsorgane ist bei den Nacktsamern sehr groß, und zwar handelt es sich offenbar um wesentliche Verschiedenheiten, so daß es nicht möglich erscheint, etwa alle männlichen und alle weiblichen Organe auf je einen gemeinsamen Grundtyp zurückzuführen. Mehrfach ist sogar angenommen worden, und zwar mit mehr Berechtigung als bei den Angiospermen, daß einige Klassen als phyllospor anzusehen seien, d. h. daß sie Sporophylle besäßen, daß sich andere, stachyospore Einheiten dagegen durch achsenbürtige Samenanlagen auszeichneten. Im einzelnen ist allerdings die Frage, welche Organe als Sporophylle interpretiert werden können und bei welchen achsenbürtige Sporangien anzunehmen sind, keineswegs mit Sicherheit zu beantworten. Unter den heute lebenden Gymnospermen dürfte

das Vorhandensein phyllomartiger fertiler Organe bei den Cycadeen kaum zu bezweifeln sein (S. 323, Abb. **123**b, e–g), und ebenso liegt bei den Stamina der Coniferen (Abb. **129**m, **131**b, f) eine solche Interpretation nahe. Weniger klar sind die Verhältnisse bei *Ginkgo* (Abb. **125**) und den weiblichen Coniferenzapfen, wie auch bei den Gnetaten, die wegen ihrer isolierten Stellung und der anscheinend weit fortgeschrittenen Spezialisierung ihrer Organe (S. 347–350, Abb. **133, 134**) keine bestimmte Aussage erlauben.

Auch unsere paläobotanischen Kenntnisse, obgleich sehr viel besser als bei den Angiospermen, geben nur ungenügenden Aufschluß. Ein seltener Glücksfall sind die Coniferen des Oberkarbons und der nachfolgenden Erdperioden. Die Samenanlagen scheinen dort blattbürtig gewesen zu sein (S. 330f., Abb. **127**f, g), so daß die Samenschuppen der heutigen Formen als Rudimente von ursprünglich mit Sporophyllen besetzten Kurztrieben interpretiert werden können (S. 332, Abb. **129**e–g, **132**b). Es kann weiter vermutet werden, daß bei den Progymnospermen und den Pteridopspermen der Übergang von telomartigen Strukturen zu sporophyllartigen Organen stattgefunden hat (S. 312, 314, Abb. **119**). Dagegen ist ungewiß, ob diese beiden Verwandtschaftsgruppen die Stammformen der übrigen Gymnospermen darstellen, wie das vielfach angenommen worden ist. Es sei nochmals auf die gleichzeitig entwickelten Cordaiten hingewiesen, ferner auf die bereits im Karbon vertretenen Cycadeen und ersten Coniferen (S. 321f., 330). Mit der Möglichkeit, daß auch diese bereits im frühen Paläozoikum vorhanden waren, muß durchaus gerechnet werden. Es läßt sich daher auch nicht ausschließen, daß weitere, bisher unbekannte Parallelgruppen existiert haben könnten, die vielleicht zu den Formen der nachfolgenden Erdperioden und der Gegenwart nähere Beziehungen hatten als zu den Progymnospermen und Samenfarnen.

Literatur

Arber, Agnes 1937: The interpretation of flower. – Biol. Rev. 12: 157–184. – 1950: The natural phyilosophy of plant form. – Cambridge.

Axelrod, D. J. 1970: Mesozoic palaeogeography and early Angiosperm history. – Bot. Rev. 36: 277–319.

Baum, Hermine 1949: Beiträge zur Kenntnis der Schildform bei den Staubblättern. – Oesterr. bot. Z. 96: 453–466. – 1952: Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunuclus auricomus* und *neapolitanus*. – Oesterr. bot. Z. 99: 228–243.

Bower, F. O. 1935: Primitive land plants. – London.

Braun, A. 1851: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung der Natur. – Leipzig.

Bremekamp, C. E. B. 1956: The concepts on which a morphology of the vascular plants should be based. – Acta bot. neerl. 5: 122–134.

Buvat, R. 1952: Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. – Ann. Sci. nat. Bot. 11. sér. 13: 199–300.

Celakovsky, L. 1901: Die Gliederung der Kaulome. – Bot. Z. 59: 79–114.

DeCandolle, A. P. 1827: Organographie végétale. – Paris.

Doyle, J. A. 1978: Origin of Angiosperms. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 365–392.

Dupuy, P. 1963: Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie expérimentales chez les Angiospermes. – Thèse Poitier.

Eckardt, T. 1957: Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. – Neue Hefte Morphol. 3: 9–91. – 1964: Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. – Phytomorphology 14: 79–92.

Goethe, J. W. v. 1790: Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. – Gotha.

Grau, J. 1979: Systematics and evolution of seed plants. – Progr. Bot. 41: 239–286.

Grégoire, V. 1938: La morphogénèse et l'anatomie morphologique de l'appareil floral. I. Le Carpelle. – Cellule 47: 287–452.

Guédès, M. 1966: Stamen, Carpel and ovule. The teratological approach to their interpretation. Adv. Front. Sci. 14: 43–108. – 1969: La théorie de la métamorphose en morphologie végétale: Des origines à Goethe et Batsch. – Rev. Hist. Sci. 22: 323–363.

Hagemann, W. 1976: Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie. – Plant Syst. Evol. 124: 251–277. – 1978: Zur Phylogenese der terminalen Sproßmeristeme. – Ber. dtsch. bot. Ges. 91: 699–716.

Hagerup, O. 1934–1939: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales. – K. dansk. vetensk. Selsk. Biol. Medd. 11, 13, 14, 15.

Hickey, L. J. 1977: Early Cretaceous fossil evidence for Angiosperm evolution. – Bot. Rev. 43: 3–104.

Hughes, N. F. 1977: Palaeo-succession of earliest Angiosperm evolution. – Bot. Rev. 43: 105–127.

Kunze, H. 1979: Typologie und Morphogenese des Angiospermen-Staubblattes. – Beitr. Biol. Pfl. 54: 239–304.

Lam, H. J. 1950: Stachyospory and phyllospory as factors in the natural system of the *Cormophyta*. – Sv. bot. Tidskr. 44: 517–534.

Leclerq, Suzan 1954: Are the *Psilophytales* a starting or a resoluting point? – Sv. bot. Tidskr. 48: 301–315.

Leinfellner, W. 1956: Die blattartig flachen Staubblätter und ihre gestaltlichen Beziehungen zum Bau-Typus des Angiospermen-Staubblattes. – Oesterr. bot. Z. 103: 247–290.

Meeuse, A. D. J. 1966: Fundamentals of phytomorphology. – New York.

Melville, R. 1962, 1963: A new theory of the Angiosperm flower. – Kew Bull. 16: 1–50, 17: 1–63.

Mollenhauer, D., Hagemann, W. 1979: Ein Modell für die Entwicklung der grünen Landpflanzen. I. Von den aquatischen Protophyten zu den einfachsten landbewohnenden Metaphyten. – Courier Forsch. Inst. Senckenb. 15.

Nozeran, R. 1955: Contribution à l'étude de quelques structures florales. – Ann. Sci. nat. Bot. 11. sér. 16: 1–224.

Pankow, H. 1962: Histogenetische Studien an den Blüten einiger Phanerogamen. – Bot. Stud. 13.

Potonié, H. 1912: Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. – Jena.

Rohweder, O, 1959: Über verlaubte Blüten von *Barbarea vulgaris* und ihre morphologische Bedeutung. – Flora 148: 255–282. – 1963: Anatomische und histogenetische Untersuchungen an Laubsprossen und Blüten der Commelinaceen. – Bot. Jahrb. Syst. 82: 1–99. – 1967: Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. – Ber. schweiz. bot. Ges. 77: 376–432. – 1973: Angiospermen-Morphologie – Ergebnis oder Ausgangspunkt phylogenetischer Hypothesen? – Bot. Jahrb. Syst. 93: 372–403.

Sahni, B. 1920: On the structure and affinities of *Acmopyle pancheri*. – Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B 210: 253–310 (betr. Phyllosporie und Stachyosporie bei Gymnospermen).

Sattler, R. 1974: A new conception of the shoot of higher plants. – J. theor. Biol 47: 367–382. – 1974: A new approach to gynoecial morphology. – Phytomorphology 24: 22–34. – 1975: Organverschiebungen und Heterotopien bei Blütenpflanzen. – Bot. Jahrb. Syst. 95: 256–266.

Saunders, Edith, R. 1937: Floral morphology. – Cambridge (betr. carpel polymorphism).

Smith, D. L. 1964: The evolution of the ovule. – Biol. Rev. 39: 137–159.

Zimmermann, W. 1959: Die Phylogenie der Pflanzen. – Jena, 2. Aufl. – 1965: Die Telomtheorie. – Stuttgart.

Sachverzeichnis

Halbfette Seitenzahlen verweisen auf Abbildungen.

C

H

N

Q

R

S

U

V



Flexibles Taschenbuch DM 33.–

Die Samenpflanzen (Spermatophyten) umfassen die beiden Klassen der Decksamer (Angiospermen) und der Nacktsamer (Gymnospermen): Der morphologische Teil stellt den Bau des Pflanzenkörpers und seiner Organe, ausgehend von der Entwicklungsgeschichte, dar und macht den Zusammenhang zwischen Wachstums- und Differenzierungsvorgängen und der fertigen Gestalt deutlich. Es folgen Embryologie (Sporogenese, Gameto- und Embryogenese) und die ausführliche Beschreibung nahezu aller Ordnungen der Angiospermen und der zugehörigen Familien. Der vierte Abschnitt befaßt sich mit der Systematik der Gymnospermen und der Morphologie der Hauptgruppen unter Berücksichtigung fossiler Formen.

ISBN 3 13 634101 5